

Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta,

Ústav geologie a paleontologie

Foraminifery a jejich potenciál pro paleoekologickou a biostratigrafickou interpretaci

Foraminifera like paleoecological and biostratigraphical markers

Bakalářská práce

Filip Scheiner



Vedoucí práce: Doc. RNDr. Katarína Holcová, Csc.

Praha 2013

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval samostatně, pouze s pomocí citovaných zdrojů.

V Praze dne

.....

Filip Scheiner

Poděkování

Chtěl bych poděkovat školitelce této práce Doc. RNDr. Kataríně Holcové, Csc. (PřF UK, Ústav geologie a paleontologie) za věnovaný čas, výbornou spolupráci, poskytnuté materiály, poskytnutou pomoc a profesionalitu, stejně tak jako za všechny rady a připomínky. Dále bych chtěl poděkovat RNDr. Ivanu Čepičkovi, Ph.D. (PřF UK, Katedra zoologie) za poskytnuté materiály a konzultaci k systematické části.

Abstrakt

Práce se věnuje problematice systematického zařazení foraminifer a vývoji systematiky v čase. Následuje komplexní přehled biologie foraminifer, který pojednává o buněčné stavbě, potravě, růstu a rozmnožování foraminifer. Dále navazuje přehled morfologické charakteristiky schránky, která je nejdůležitějším systematickým znakem v paleontologii. Následuje část věnovaná ekologii foraminifer, kde jsou probrány základní ekologické aspekty a faktory. Na tento přehled navazuje praktická část, která je věnovaná předběžnému mikropaleontologickému výzkumu vrtu Hrušovany z JV části karpatské předhlubně v oblasti Centrální Paratethydy, jeho biostratigrafické a paleoekologické zpracování a interpretace. Zpracovaná foraminiferová společenstva umožnila interpretovat spodno bádenský věk (=langh).

Klíčová slova: foraminifery, taxonomie, Centrální Paratethyda, langh, paleoekologie

Abstract

The thesis deals with classification of foraminifera and development of foraminifera systematics in time. It also provides an complex overview of foraminifera biology, which includes cell biology, feeding, growth and life cycle of foraminifera. Next chapter describes morphological characteristics of foraminiferal test as the most important feature for taxonomy in paleontology. The following part presents basic factors and aspects of ecology. Practical part describes micropaleontological analysis of borehole Hrušovany located in SE part of the Central Paratethys. The foraminiferal assemblage allowed correlation with the Early Badenian (Langhian) and reconstruct paleoenvironment in this part of basin.

Key words: foraminifera, taxonomy, Central Paratethys, Langhian, paleoecology

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Systematické zařazení.....	2
2.1 Biologické systematické zařazení foraminifer.....	2
2.1.2. Evoluční vývoj foraminifer	6
2.1.3. Paleontologická systematika foraminifer	9
3. Biologie foraminifer	12
3.1.1. Buněčná stavba.....	12
3.1.2. Pseudopodia	13
3.1.3. Potrava	15
3.1.4. Růst.....	19
3.1.5. Životní cyklus	19
4. Schránka	23
4.1.1. Typy schránek dle materiálu.....	23
4.1.2. Tvar schránky.....	24
4.1.3. Struktura stěn schránky.....	24
4.1.4. Perforátní a imperforátní schránky	26
4.1.5. Morfologie částí schránky.....	26
5. Ekologie foraminifer.....	31
5.1.1. Základy ekologie foraminifer	31
5.1.2. Základy ekologie bentických forem	31
5.1.3. Základy ekologie planktonických forem	33
5.1.4. Základní ekologický faktor – teplota a rozdělení foraminiferové fauny do biogeografických provincií	33
5.1.5. Stresové ekologické faktory	34
5.1.6. Paleoekologická morfologická klasifikace foraminifer	36
6. Paleoekologické a biostratigrafické zhodnocení foraminifer z vrtu HR-1 Hrušovany nad Jevišovkou (miocén)	37
6.1.1. Úvod	38
6.1.2. Geologická charakteristika - bádén v karpatské předhlubni.....	38
6.1.3. Metodika.....	40
6.1.4. Biostratigrafická interpretace	40
6.1.5. Diskuze	41
7. Závěr	43
8. Použité zdroje literatury.....	44

1. Úvod

Bakalářská práce si klade za cíl poskytnout stručný přehled o systematickém zařazení foraminifer, vývoji této problematiky, aktuálních názorech a modernímu náhledu na toto téma. V dalších částech předkládá komplexní biologický přehled o jejich buněčné stavbě foraminifer, potravě, stylu života a rozmnožování. Dále podává přehled o morfologii schránek foraminifer, popisuje hlavní znaky, na kterých je založen paleontologický systém dírkovců. V neposlední řadě je shrnuta ekologie foraminifer, teplota jako základní ekologický faktor, dále stručný popis ekologických aspektů a faktorů pro jednotlivé skupiny foraminifer (plankton vs. bentos) a stručný přehled stresových ekologických faktorů a jejich působení na foraminifery. V praktické části se tato práce zaměřuje na využití foraminifer jako biostratigrafických a paleoekologických indikátorů, které je ilustrováno předběžným mikropaleontologickým výzkumem vrtu z oblasti Centrální Paratethydy. Tato část poskytuje stručný úvod o geologické charakteristice území Centrální Paratethydy, popis metodiky a následné vyhodnocení získaných poznatků.

2. Systematické zařazení

2.1 Biologické systematické zařazení foraminifer

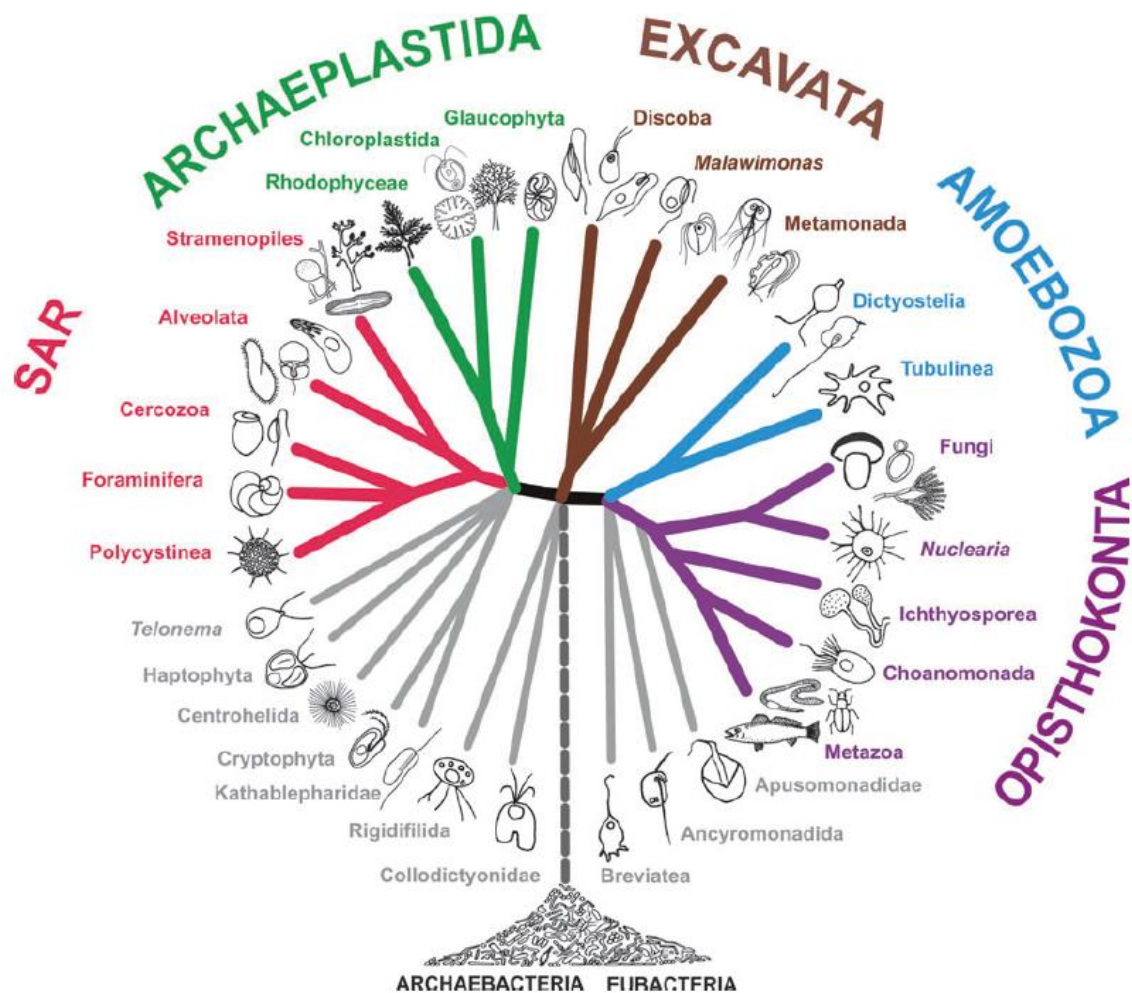
Foraminifery poprvé popsal v 18. století známý přírodovědec Carl Linné. Díky tehdejšímu vědeckému přístupu je Linné zařadil k hlavonožcům, konkrétně k loděnkám (Nautilidae). V roce 1826 byly foraminifery popsány francouzským přírodovědcem Alcide Ch. V. M. D. d'Orbignym, který je opět přiřadil k hlavonožcům, k loděnkám a dále se jimi podrobněji zabýval a je považován za prvního vědce, který detailně popsal foraminifery. Zabýval se také jejich rozčleněním a dal název celé této skupině ve svém díle *Méthodique de la Classe des Céphalopodes* (Boersma, 1998). Foraminifery byly dále během historie předmětem výzkumu mnoha vědců, kteří se je snažili detailněji popsat a roztrždit. Mezi nejstěžejnější a nejpoužívanější práce zabývající se systematikou foraminifer řadíme Loeblich & Tappan (1964), Loeblich & Tappan (1988), Loeblich & Tappan (1992) a SenGupta (1999).

Dnes je otázka systematického zařazení foraminifer stále aktuální a díky novým biologickým genetickým metodám je systematika recentních foraminifer stále zpřesňována. Jedná se o velice nestálý a neustále upravovaný prvek výzkumu, který ruku v ruce s vědeckým pokrokem nám stále přesněji dává odpověď na otázku systematiky foraminifer. Nejnovější klasifikaci eukaryotních organismů postavenou na molekulárních datech publikoval Adl et al. 2012, kde autoři revidovali svou starší klasifikaci Adl et al. 2005.

Ke genetické klasifikaci je používána sekvence genu rDNA (ribozomální DNA).

Generelní klasifikace nejvyšších ranků eukaryot (obr. 1; 2) ukazuje, že foraminifery řadíme k ranku Diaphoretickes, která obsahuje nižší rank SAR, do kterého jsou řazeny Foraminifera společně s Cercozoa, Radiolaria, Alveolata a Stramenopiles.¹

1 : V biologické systematice se upustilo od používání specifických taxonomických kategorií díky současnému stavu poznání, ovlivněného novými výsledky molekulární genetiky. Došlo k používání neformálního přístupu a zavedení neurčitých taxonomických ranků. Proto pro nemožnost přesného zařazení do specifických kategorií je užíváno pouze nespecifikovaných ranků vyšších a nižších řádů. I já ve své práci se nadále budu držet pouze nespecifikovaných ranků vyšších a nižších řádů dle biologických konvencí.



Obrázek 1: Nejnovější členění eukaryot dle Adl et al. 2012.

	Skupina	Podskupina
Eukaryota	Amorphea	Amoebozoa
		Tubulinea
		Mycetozoa
		Opisthokonta
		Fungi
		Choanomonada
	Excavata	Metazoa
		Apusomonada
		Breviatea
		Metamonada
		Malawimonas
		Discoba
	Diaphoretickes	Cryptophyceae
		Centrohelida
		Telonemia
		Haptophyta
	Sar	Cercozoa
		Foraminifera
		"Radiolaria"
		Alveolata
	Archaeplastida	Stramenopiles
		Glaucophyta
		Rhodophyceae
	Incertae sedis Eukaryota	Chloroplastida
		Incertae sedis

Obrázek 2 : Tabulka členění eukaryot dle Adl et al. 2012.

Dle výsledků molekulárního studia (Adl. et al., 2012), foraminifery řadíme do ranku:

- Retaria Cavalier-Smith 2002

- Foraminifera d'Orbigny 1826; jsou dále členěny na ranky:

- "Monothalamids" Pawlowski et al. 2003 ²

Jednkomůrkové schránky s organickou nebo aglutinovanou stěnou; skupina zahrnuje všechny rody tradičně zahrnované do Allogromiida a Astrorhizida, stejně jako Xenophyophorea; zahrnuje také sladkovodní a mořské druhy bez schránky a linie s neznámou morfologií; rozmanitost této nefosilizující skupiny je málo známá a byla velmi přehlížena v mikropaleontologických výzkumech.

Příklady:

Allogromia, Astramina, Crithionina, Notodendrodes, Psammophaga, Reticulomyxa.

- Tubothalamea Pawlowski et al. 2012

Dvou nebo vícekomůrkové schránky s rourkovitými komůrkami, často v juvenilním stádiu; stěna je aglutinovaná nebo kalcitová (CaCO_3); u evolučně starších forem se schránka skládá z kulovitého prolocula následovaném planispirálně zatočenou tubulární komůrkou u rodů *Ammodiscus*, *Spirillina*, a *Cornuspira*; evolučně vyvinutější formy mají vícekomůrkové schránky; velmi různorodá skupina vyhynulých velkých foraminifer rodu *Fusulinida* pravděpodobně také patří k tomuto ranku.

- Miliolida Delage & Hérouard 1896

Schránka dvou nebo vícekomůrková, stěna je aglutinovaná nebo kalcitová (CaCO_3) s vysokým obsahem hořčíku (Mg) a s náhodně orientovanými krystaly lámající světlo

2: Klasifikace foraminifer byla založena především na základě fylogenetické studie a nyní zahrnuje „rody“ Xenophyophorea Schulze 1904 a některé athalamidy, jako je například *Reticulomyxa* Nauss 1949. To se liší od tradiční klasifikace založené na morfologii oddělením foraminifer do 3 hlavních skupin (třída-úroveň), v závislosti na počtu komůrek a jejich tvaru. První skupinu tvoří rané vývojové linie jednkomůrkových (monothalamous) foraminifer, včetně sladkovodních druhů bez schránky (athalamous) jako *Reticulomyxa* a různých vývojových linií neznámé morfologie. Skupina je jasně parafyletická, se dvěma vícekomůrkovými třídami, větvící se mezi „monothalamní“ linií. Systematika této skupiny, která je dělena do několika monofyletických vývojových linií se v současné době reviduje. Nicméně pro tuto chvíli a z důvodu pohodlí navrhuje ponechat rozdělení jak je, to jest nerozdělená skupina určená neformálně jako "monothalamids". (Adl et al., 2012).

všemi směry a tím vytvářející výsledný porcelanový vzhled schránky; obecně má neperforované stěny; komůrky jsou rourkovité nebo protáhlé, často planispirálně stočené, některé s komplexními vnitřními strukturami jako přizpůsobení pro endosymbionty.

Příklady:

Alveolina, Cornuspira, Miliammina, Pyrgo, Quinqueloculina, Sorites.

●●●● Spirillinida Hohenegger & Piller 1975

Schránka složena z prolocula, následovaném svinutou rourkovitou komůrkou, nedělená nebo s několika komůrkami v závitnici; stěna z kalcitu (CaCO_3) s nízkým obsahem hořčíku (Mg), opticky z jednoho krystalu.

Příklady:

Patellina, Spirillina.

●●●● Ammodiscidae Reuss 1862

Schránka se skládá z kulového prolocula, následovaném stočenou nerozdělenou tubulární komůrkou s ústím, stěna aglutinovaná.

Příklady:

Ammodiscus, Glomospira.

●●● Globothalamea Pawlowski et al. 2012

Schránka vícekomůrková, obvykle trochospirálně vinutá, ale může být i triseriální, biseriální nebo uniseriální; komůrky jsou kulovité, v rané fázi ve tvaru půlměsíce; stěna aglutinovaná nebo kalcitová (CaCO_3).

●●●● Rotaliida Delage & Hérouard 1896

Stěna z kalcitu (CaCO_3) s nízkým obsahem hořčíku (Mg), opticky radiální, bilamelární, perforovaná, některé mají vnitřní kanálkový systém.

Příklady:

Ammonia, Bolivina, Elphidium, Epistominella, Nummulites, Rosalina.

●●●● Globigerinida Delage & He'rouard 1896

Stěna z kalcitu (CaCO_3) s nízkým obsahem hořčíku (Mg), bilamelární, perforovaná; na povrchu může být schránka pokryta protáhlými ostny; planktonní způsob života.

Příklady:

Globigerina, Globigerinoides, Globorotalia, Orbulina.

●●●● Robertinida Loeblich & Tappan 1984

Stěna hyalinní, perforovaná, aragonitová (CaCO_3); komůrky s vnitřním rozdělením.

Příklady:

Hoeglundina, Robertina, Robertinoides.

●●●● Textulariida Delage & He'rouard 1896

Stěna aglutinovaná s cizorodými částicemi přilepenými k organickým lamelám nebo jsou cementovány kalcitem (CaCO_3) s nízkým obsahem hořčíku (Mg).

Příklady:

Cyclammina, Eggerella, Reophax, Textularia, Trochammina.

●●●● Carterina Brady 1884 [Carterinida Loeblich & Tappan 1981]

Stěna složená z jehliček kalcitu (CaCO_3) s nízkým obsahem hořčíku (Mg), upevněných na organické lamele; četné komůrky, trochospirálně stočené.

Příklady:

Carterina.

●●● Incertae sedis Foraminifera: Lagenida Delage & He'rouard 1896

2.1.2. Evoluční vývoj foraminifer

Molekulární fylogenetické studie jsou dnes předmětem obrovského zájmu. S rozvojem nových metod a technik je možno studovat monofyletičnost taxonů či předpokládáné oddělení vývojových větví v evoluční minulosti. K tomuto slouží hypotéza tzv.

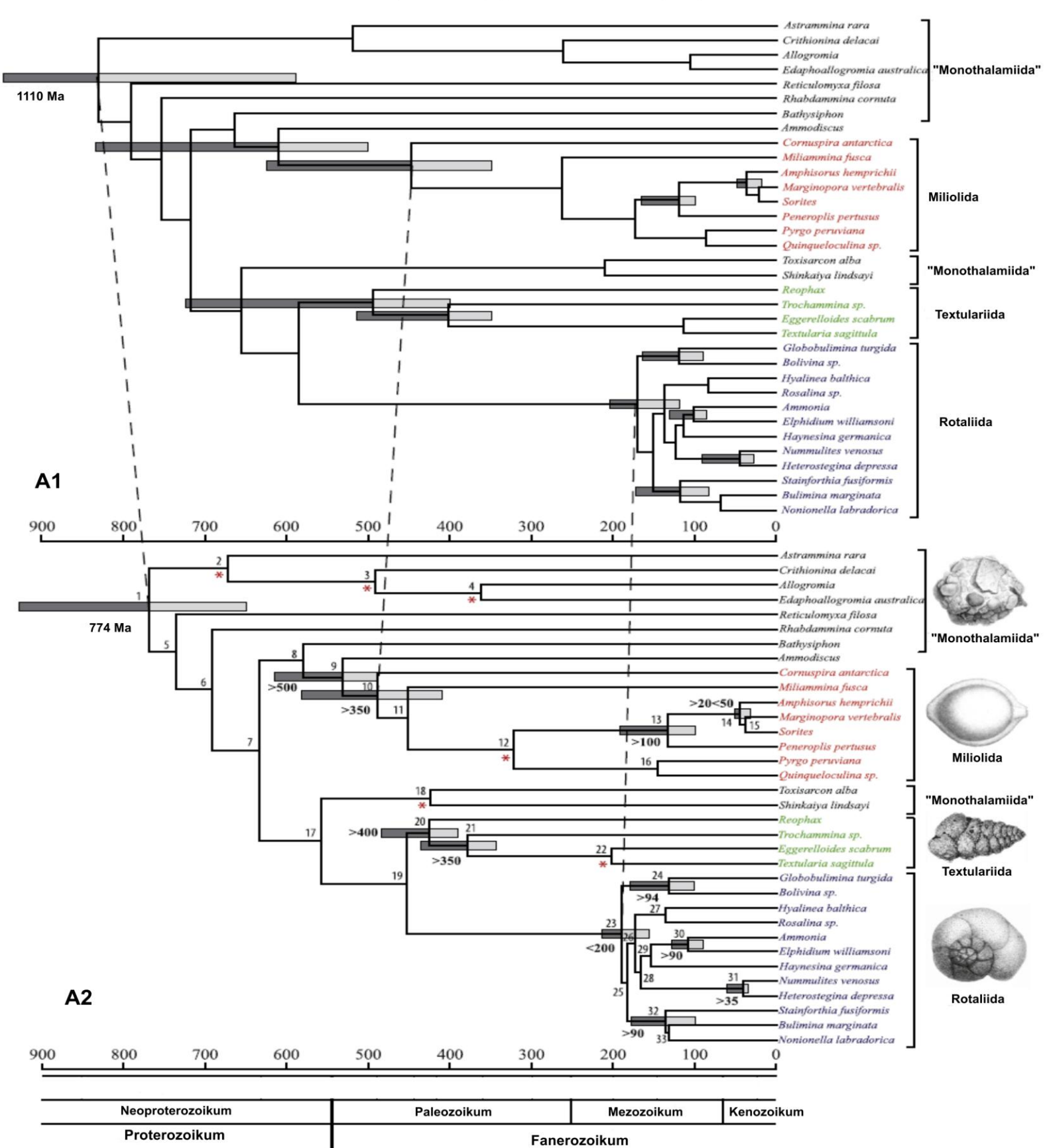
molekulárních hodin. Tyto studie pomáhají pochopit dynamiku speciace a další důležité evoluční charakteristiky.

Genetické studie a studium tzv. molekulárních hodin může odhalit i složité události v evoluční linii, které jsou klasickým taxonomickým přístupem, tj. podle morfologie schránky, neinterpretovatelné. Díky možnosti použití sofistikovaných modelů a výpočtů lze zkoumat odštěpení evolučně starších druhů od geneticky mateřských skupin, kde pomocí genetické informace získáme výsledky, odkud a kdy k odštěpení daného druhu došlo. Po morfologické stránce tyto události mohou být neinterpretovatelné, protože může dojít k situaci morfologické totožnosti, překryvu druhů a rozdíly jsou interpretovatelné pouze na základě DNA. Bohužel, díky nutnosti získání genetické informace od studovaných druhů je přesah této metodiky do minulosti značně limitován.

Na základě těchto metod byl sestaven i nejnovější fylogenetický diagram pro skupinu foraminifer. Tento výzkum měl za cíl poukázat na monofyletičnost či polyfyletičnost, případně parafyletičnost jednotlivých větví, jejich odštěpení a udání přibližného časového horizontu, kdy k těmto evolučním krokům došlo (obr. 3). Diagram byl vytvořen na základě analýzy ribozomální DNA a použitím tzv. bayesianové metody (Groussin et al., 2011). Studie byla provedena na základě genetických informací recentních bentických foraminifer, ovšem zároveň došlo ke korelaci dat s fosilním záznamem.

Studie názorně ukazuje, kdy došlo k předpokládanému vzniku foraminifer a pak k odštěpením jednotlivých skupin (obr. 3). Vznik skupiny foraminifer dle tohoto výzkumu je datován do intervalu mezi 690 – 1150 Ma, je datován jako střední hodnota tohoto intervalu. Můžeme předpokládat, že ke vzniku foraminifer došlo už v období proterozoika před cca 800 Ma, ačkoli první fosilní záznam, který je známý a potvrzuje existenci foraminifer je *Tithanoteka* Gaucher & Sprechmann (1999) ze spodního vendu z Uruguaye.³ Jedná se o jednoduchou aglutinovanou schránku z dobře vytríděných rutilových zm.

3: Někteří autoři pochybují o věrohodnosti tohoto nálezu, protože určení není jednoznačné, a proto jako nejstarší rody foraminifer považují kambrický *Platysolenites*, připomínající moderní rod *Bathysiphon* McIlroy et al., (2001), dále pak rod *Ammodiscus* Culver, (1991) ze spodního a středního kambria.



Obr. 3: Fylogeneze foraminifer s odhadovaným časem odštěpení jednotlivých větví dle Groussina et al. 2011. A1 (nahore) je výsledkem genetických modelů, A2 (dole) zahrnuje fosilní kalibrace (celkem 11) a časové odhady odštěpení jednotlivých větví foraminifer po srovnání s fosilním záznamem (Groussin et al., 2011).

Z hlediska raného evolučního vývoje se výhradně jedná o bentické foraminifery, vývoj planktonických foraminifer je záležitost vývojově mladší a bývá řazena do spodní jury, zhruba před 190 - 180 Ma. Je tedy vidět, že foraminifery zřejmě prodělali drtivou část svého evolučního vývoje jako výhradně bentická skupina.

Vývojové vztahy mezi bentickými a planktonickými foraminiferami jsou velice komplikované a dodnes ne zcela jasné (Ujiie et al., 2008). Předpokládá se, že sporadické květy malých kulovitých forem foraminifer, které byli pozorovány ve fosilním záznamu během střední a pozdní jury, mohou ukazovat opakované fáze adaptace na planktonní (neritoplanktonický) způsob života (Wernli 1988). Není známo, ke kolika pokusům o přechod z mořského dna na planktonický způsob života došlo v evoluční historii vývoje foraminifer. Vývoj planktonických foraminifer je charakterizován obdobími, kde dochází ke střídání období typických velkou radiací planktonických foraminifer a naopak obdobími, kdy dochází k vymírání (Banner & Lowry 1985). Planktonické foraminifery, na rozdíl od bentických jsou považovány za velmi citlivé na oceánské změny (Wei & Kennett 1986; Malmgren & Berggren 1987). Několikrát během jejich evoluční historie rozsáhlé změny životního prostředí vyvolaly masivní vymírání foraminifer přizpůsobených na lokální environmentální podmínky. Hlavní zlom nastal na hranici křída / terciér, kdy např. *Globigerinidae* prodělala nejrozsáhlejší a nejrychlejší vymírání mezi všemi mořskými fosilními skupinami, které známe (Brinkhuis & Zachariasse 1988). Druhá důležitá perioda vymírání nastala na hranici eocén / oligocén před 34 Ma vzhledem k drastickému poklesu úrovně hladiny a teploty světového oceánu (Bolli 1986; Vargas et al., 1997). Díky těmto eventům, kdy došlo k vymírání planktonických foraminifer, byla vždy nastartována evoluční obměna druhů, při níž byly volné niky obsazeny tzv. pionýrskými druhy a poté celým novým společenstvem.

2.1.3. Paleontologická systematika foraminifer

Systematika používaná v paleontologii je založena na klasické morfologické srovnávací analýze schránek foraminifer. Tyto systematiky používané v paleontologii jsou založené výhradně na morfologii bez použití molekulárně genetických dat a původně byly používány i pro recentní zástupce foraminifer biology. Srovnávání pomocí morfologické charakteristiky schránek bylo a je v paleontologii stále

nejdůležitější metodou pro taxonomické zařazení foraminifer. Je to z důvodu, že v paleontologii se pohybujeme v dobách dávno minulých a z tafonomických důvodů se nám zachovávají pouze jen schránky, nikoliv organická hmota, která by mohla být použita pro analýzu na základě DNA.

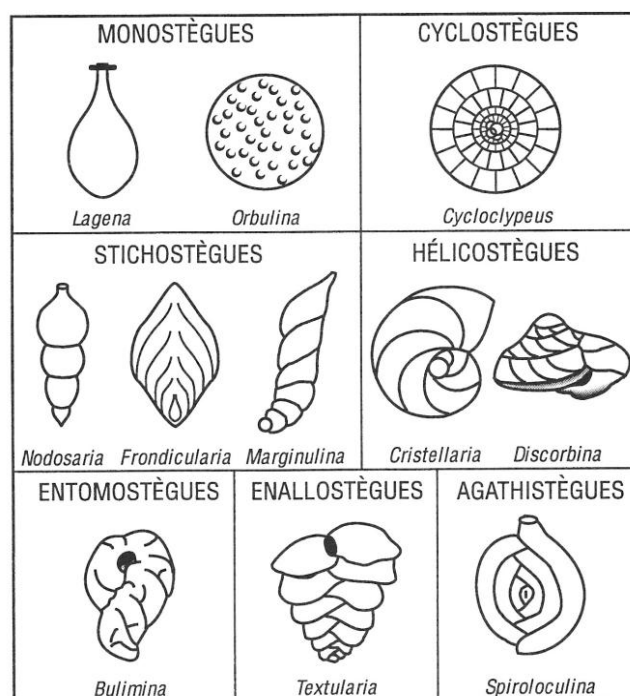
Členění na základě morfologických kritérií schránky je nejstarším způsobem pro systematické zařazování foraminifer. Už při prvním detailnějším popisu foraminifer, Alcide d' Orbigny (1852) vypracoval členění založené právě na morfologii schránek (obr. 4.). Jednalo se o jedno z prvních členění foraminifer a je samozřejmě poplatné době svého vzniku, i tak se ale ve své době jednalo o převratné dílo.

V průběhu času došlo k vývoji mnoha klasifikací dle různých autorů ruku v ruce s novými vědeckými objevy. Systémy klasifikace dle morfologie jsou velice subjektivní záležitostí i v dnešní době. Většina autorů je nejednotná v této oblasti. Navíc moderní biologická systematika založená na analýze DNA přináší spoustu výsledků, které nekorespondují právě s morfologickými klasifikacemi (Kapitola 2.1.1.). Moderní systematika používající rDNA prožívá velice dynamický vývoj a přináší tedy nejen obrovské množství dat, ale zároveň produkuje množství nových názorů na danou problematiku v čase. V paleontologii je to problém, protože není žádoucí, aby se systematická klasifikace měnila takovým tempem a vnášela tak nesrozumitelnost věci. Proto došlo v oblasti paleontologie ke kompromisu a komunita se rozhodla používat dvě hlavní klasifikace.⁴

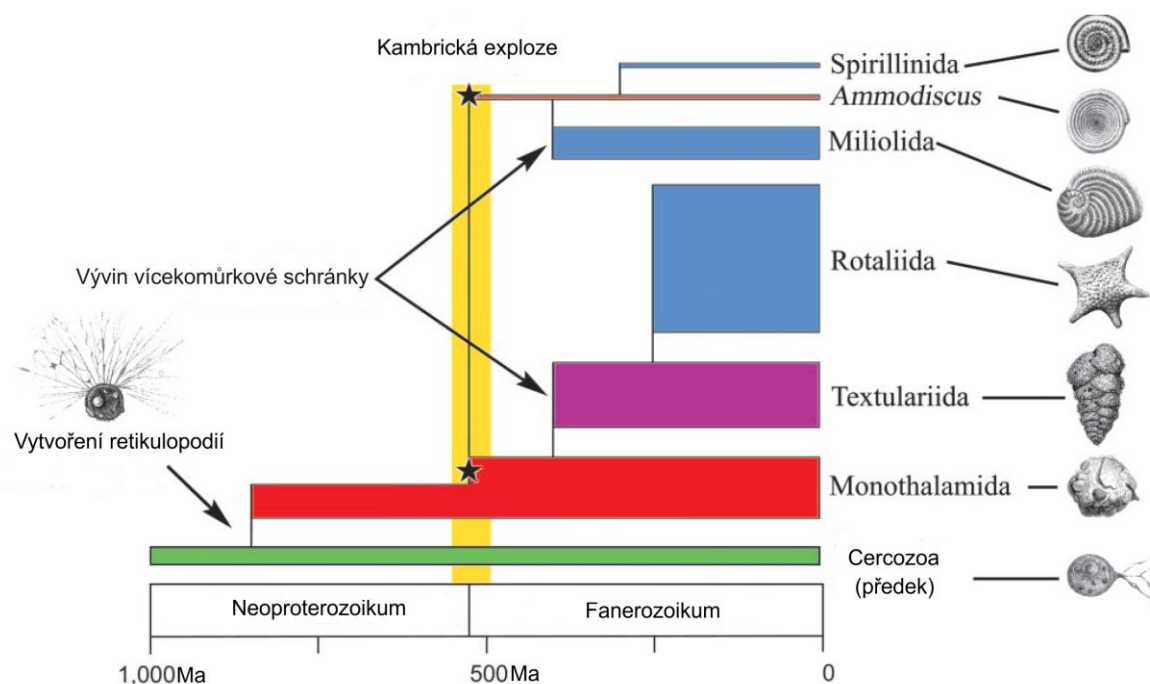
První rozsáhlá klasifikace je dle Loeblich a Tappanové a byla několikrát přepracována a upravena. Jedná se o základní dílo paleontologické systematiky. Současná verze této klasifikace je Loeblich & Tappan (1992). Předchozí klasifikace je Loeblich & Tappan (1964), Loeblich & Tappan (1988). Jedná se klasickou biologickou klasifikací dle morfologie. Jedná se o komplexní klasifikaci a není zde zohledněna žádná sada význačných znaků, jak tomu často bývalo u předchozích klasifikací.

Druhá klasifikace je dle Sen Gupta (1999). Tato klasifikace vychází převážně z klasifikace Loeblich & Tappan (1992), avšak kolektiv autorů realizoval některé změny v této klasifikaci. Například použil klasifikaci dle Simmons et al. 1997 pro řád Globigerinida.

4: Kompromis těchto dvou hlavních členění je zde, aby byla umožněna komunikace v rámci komunity a aby nedocházelo k tomu, že každý autor bude mít své vlastní členění pro ostatní neznámé.



Obr. 4: Morfologické členění foraminifer dle Alcide d'Orbignyho (1852); (Sen Gupta 1999).



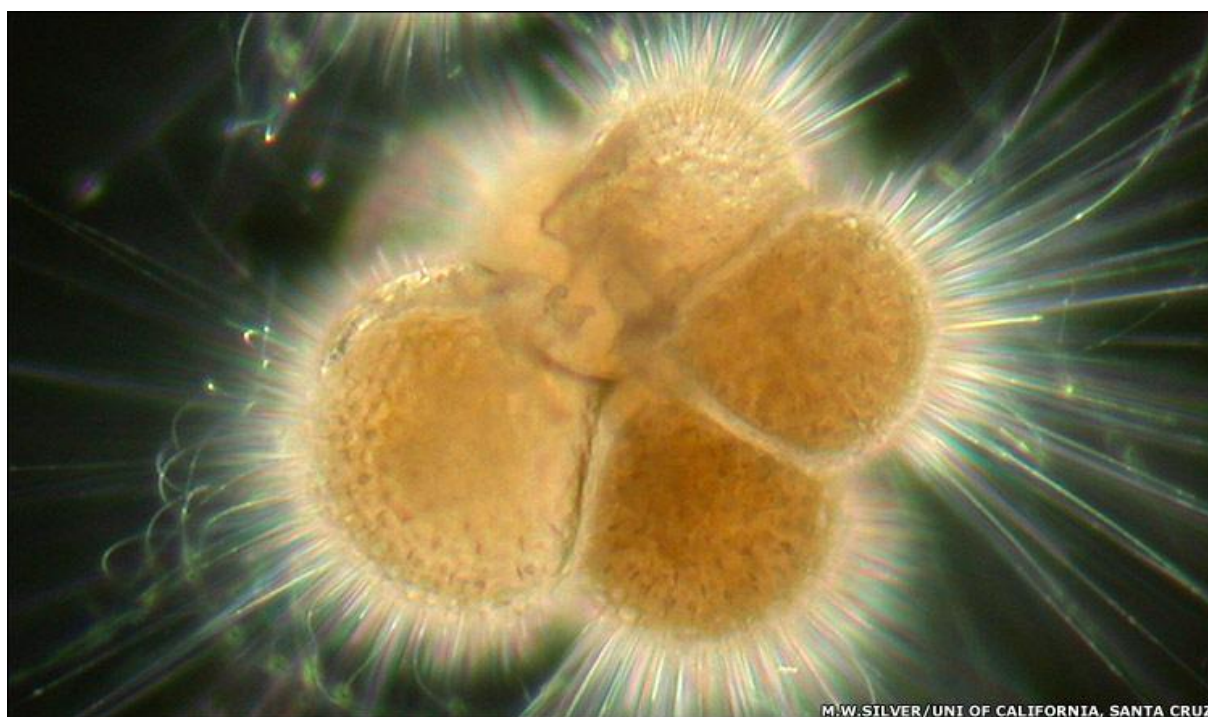
Obr. 5 : Časová osa zobrazující evoluci foraminifer založenou na kombinaci molekulárních a fosilních dat, ukazující vytvoření retikulopodií na bázi vývoje skupiny a vývoj vícekomůrkové schránky v evolučních liniích vedoucích ke skupinám Textulariida, Rotaliida, Miliolida a Spirillinida. Jsou zobrazeny pouze skupiny, pro něž jsou známy molekulární data. Výška každého obdélníku je úměrná počtu skupin v každém kladu nebo množství geneticky odlišných linií v případě skupiny Monothalamida. Hvězdičky indikují fosilní výskyt některých jednodukových linií (upraveno dle Pawlowski et al., 2003).

3. Biologie foraminifer

3.1.1. Buněčná stavba

Foraminifery jsou převážně marinní, jednobuněčné eukaryotní organismy (obr. 6). Jedná se o améboidní protisty. Foraminifery mohou být jedno či mnohoaderné. Typickými znaky foraminifer jsou pseudopodia, retikulopodia (Kapitola 3.1.2.), které mají všechny foraminifery. Dalším důležitým znakem je, že většina foraminifer si tvoří pevnou schránku (Kapitola 4). Charakteristický je také rozmnožovací cyklus foraminifer (Kapitola 3.1.5.).

Protoplasma tvořící buňku je ohraničena membránou. Protoplasma je dělena na vnější světlejší, transparentní ektoplazmu a na vnitřní tmavší, granulární endoplazmu, kde mohou být přítomny pigmenty. Transparentní ektoplasma obklopuje schránku a dává vznik pro foraminifery tak typickým filopodiím nebo retikulopodiím. Endoplazma je uzavřena ve schránce a obsahuje potravní vakuoly, jádro a další typické orgány pro eukaryotní buňku. U druhů žijících ve fotické zóně může endoplazma obsahovat symbiotické řasy (Kapitola 3.1.3.), (Sen Gupta, 1999).



Obr. 6: Živá foraminifera *Neoloboquadrina pachyderma*

(<http://scienceblogs.com/grrlscientist/2007/05/06/neoloboquadrina-pachyderma/>).

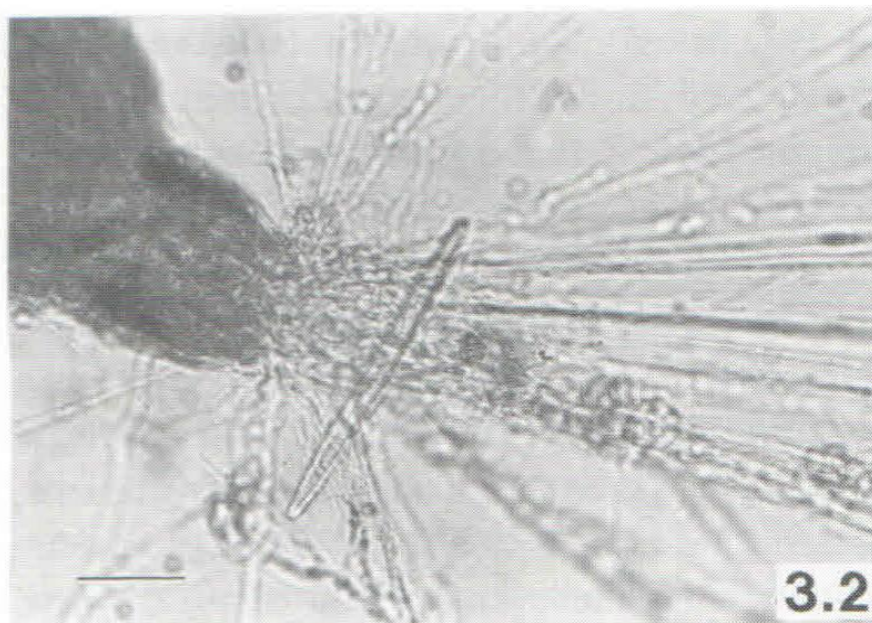
3.1.2. Pseudopodia

Pseudopodia jsou pro foraminifery naprosto esenciálním, pro přežití nutným fenoménem. Zajišťují mnoho důležitých funkcí, jako je pohyb, přichycení k podkladu, přijímání potravy, stavbu schránky, ochranu a některé aspekty dýchání a reprodukce. Jedná se vlastně o mechanismus, kterak foraminifery interagují s okolním prostředím (Sen Gupta, 1999).

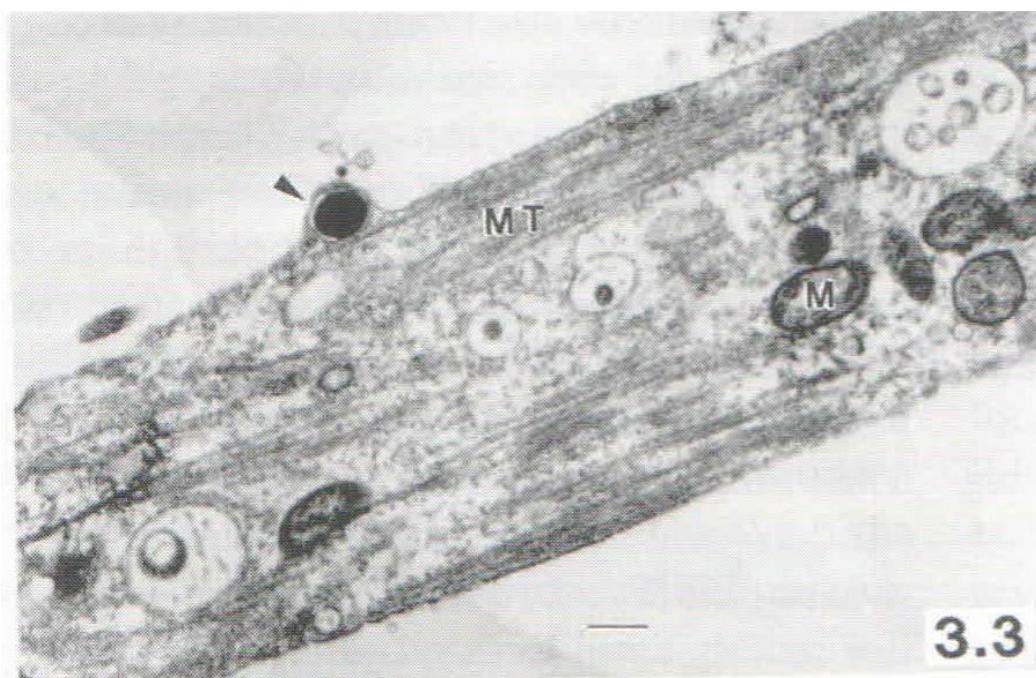
Foraminifery extrudují (vysunují) pseudopodie aperturami = ústímy (obr. 7). První extrudovaná pseudopodia jsou běžně filopodia, která jsou většinou přímá. Postupem času se kmen nebo „stopka“ zhušťuje a vyplní apertury větvcí se do mnoha jemnějších pseudopodií, která často anastomozují. Výsledkem je složitá spleť tvořená z tzv. retikulopodií (obr. 7). Tato síť je neustále přetvářena přestavbou retikulopodií (obr. 9) a umožňuje transport velké škály materiálů všemi směry, dokonce i v rámci jednoho pseudopodiálního vlákna (Allen, 1964).

Strukturně jsou pseudopodia obaleny buněčnou membránou a obsahují cytoskeletální jádro složené z mikrotubulů. Mikrotubuly jsou přítomné jednotlivě, ovšem typicky jsou volně uspořádány ve svazcích. Tyto volně uspořádané mikrotubuly postrádají spleť schémata, která můžeme najít v axopodiích například u dalších améboidních protistů, jako jsou Radiolaria nebo Heliozoa. Foraminifery si vyvinuly mechanismus pro rychlou kompletaci a dekompletaci mikrotubul, což umožňuje bleskovou reakci retikulopodií a jejich přemístění tam, kde jsou potřeba (Weinhofer & Travis, 1996).

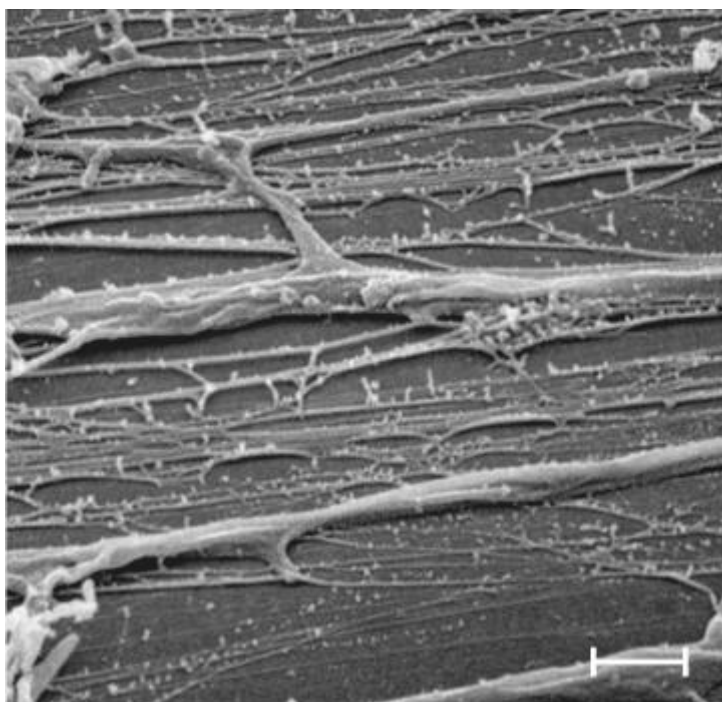
Typický granulární vzhled retikulopodií u foraminifer je zapříčiněn přítomností několika organel nebo buněčných struktur zahrnujících fagozomy, mitochondrie, defekační vakuoly a jiné (obr. 8). Mitochondrie jsou nejvýznačnějšími strukturami, vykonávají dvojsměrný pohyb, který je důležitý pro aerobní dýchání a pravděpodobně zodpovědný za transport metabolické energie ve formě ATP uvnitř retikulopodií (Travis & Bowser, 1991).



Obr. 7: *Cribrothallamina alba*, oblast ústí, kudy jsou extrudovány (vytlačovány) pseudopodia.
Měřítka je zhruba 10 μm (Sen Gupta, 1999).



Obr. 8: Obrázek z TEM (transmisní elektronový mikroskop) zachycující pseudopodiální vlákno *Spiroloculina hyalina*, ilustrující granulární stavbu pseudopodií foraminifer: mitochondrie (M), mikrotubuly (MT), včky obalené membránou (šipka). Měřítka 1 μm (Bowser, Sen Gupta, 1999).



Obr. 9: SEM (skenovací elektronový mikroskop) foto sítě tvořené retikulopodií foraminifery *Astrammmina rara* Rhumbler, 1931. Retikulopodia jsou neobyčejně pevná a silná. Jsou dokonce schopny chytit a rozervat juvenilní členovce a ostnokožce. Měřítka 5 μ m. (Samuel S. Bowser, Wadsworth Center; <http://starcentral.mbl.edu>).

3.1.3. Potrava

Skupina foraminifer si osvojila širokou škálu způsobů, jak získávat potravu a nutriční zdroje. Jedná se o grazing („pastvu“), filtrování suspenze, karnivorii, parazitismus, „deposit feeding“ = požíráání substrátu (jde o získávání živin z částic zachycených v substrátu), přímé vstřebání DOC (rozpuštěný organický uhlík) a symbiózu (Lee, 1980; Lipps, 1983; Bernhard & Bowser, 1992; Lee, 1966). Spoustu foraminifer žijících ve fotické zóně se běžně krmí na specifických druzích řas, dále jsou pak známé pozřené bakterie, houby, kvasinky a v několika málo případech i malí živočichové. Bakterie zřejmě hrají nepostradatelnou nutriční roli u mnoha foraminifer (Lee, 1980). Zkoumáním režimů stravování několika druhů foraminifer bylo zjištěno, že spousta druhů se živí selektivně, ačkoli jejich stravovací režim může být značně variabilní (Lee, 1980; Lee, 1966). V získávání potravy hrají důležitou roli pseudopodia, která umožňují sběr potravy a ulovení kořisti (Sen Gupta, 1999).

Foraminifery žijící pod fotickou zónou se nemohou spoléhat na živé řasy jako na nutriční zdroj. Využívají tak přínos fyto-detritu na mořské dno, který je primárním a sekundárním nutričním zdrojem pro foraminifery i ostatní bentos. Další formy

degradovaného detritu a zvláště mikrobioty tvoří důležitý nutriční zdroj pro mělkou i hlubší infaunu (Heeger, 1990; Goldstein & Corliss, 1994).

Grazing, neboli pastvu nalézáme u mělkovodních foraminifer. Jedná se převážně o konzumaci buněk řas, přičemž foraminifera se pohybuje po povrchu rostlin, jako jsou například chaluhy, mořské trávy a korálové řasy (Sen Gupta, 1999).

Filtrování suspenze využívá malých organismů a detritu ve vodním sloupci. Tato strategie se objevuje u foraminifer, které žijí na vyvýšených epibentických substrátech a také u některých, které žijí v asociaci s nezpevněným sedimentem. Foraminifery zdvihnou ústí a vysunou pseudopodia přímo do vodního sloupce. Foraminifery ovšem postrádají mechanismus pro vytváření vodních proudů, tak jako bezobratlí, živící se filtrováním suspenze nebo ciliátní protisté. V případě foraminifer se tedy jedná o pasivní filtrátory suspenze (Lipps, 1983).

Deposit feeding, neboli požíráání substrátu se vyznačuje konstrukcí potravních cyst. Spoustu bentických foraminifer, které žijí v bahnitém sedimentu, jak ve fotické zóně tak pod ní, používá pseudopodia ke konstrukci těchto cyst (Hofker, 1927; Nyholm, 1957; Goldstein & Corlis, 1994). V těchto cystách se nachází sediment, buňky řas (nebo zbytky ve formě fytodetritu), bakterie a organický detrit. Část materiálu shromážděná pseudopodii je rozdělena na malé díly, které foraminifera vstřebá fagotrofií uvnitř koncové komůrky. Bakterie představují podstatný a důležitý element stravovacích návyků foraminifer živících se tímto způsobem (Goldstein & Corlis, 1994).

Karnivorie je uplatněna u foraminifer jak bentických, tak planktonických a zároveň u forem se symbionty, stejně tak i u forem bez symbiontů (obr. 10;11). Pseudopodia karnivorních foraminifer mohou být speciálně přizpůsobena pro chytání kořisti. Například aglutinovaná foraminifera *Astrammmina rara* vylučuje materiál z extracelulární matrix, který zesiluje pseudopodia a zajišťuje jejich lepší integritu při lovu kořisti (Bowser et al., 1992). Některé foraminifery mohou vylučovat adhezivní materiál v místech, kde dochází ke kontaktu kořisti s pseudopodii (Anderson & Bé, 1973; Bowser et al., 1992). Mnoho karnivorních foraminifer však není striktně karnivorní, ale uplatňuje karnivorii vedle ostatních trofických strategií. Například *Astrorhiza limicola* je známá jako karnivorní, avšak bylo pozorováno i filtrování suspenze u tohoto druhu (Buchanan & Hedley, 1960). Dále například *Astrammmina*

rara požívá bakterie a rozsivky vedle své klasické kořisti v podobě metazoi (Bowser et al., 1992). Dále také některé planktonické karnivorní foraminifery požívají rozsivky (Bé et al., 1977). Některé druhy, jak bentické, tak i planktonické uplatňují karnivorii ve spojení s endosymbiózou.

Většina foraminifer je volně žijící, avšak je zde i malá skupina paraziticky žijících foraminifer. Parazitují nejčastěji na jiných foraminiferách, měkkýších, živočišných houbách nebo korálech. První dokumentovaný případ parazitizmu u foraminifer je ektoparazitická uniloculární foraminifera *Fissurina marginata* na foraminifeře *Discorbis vilardeboanus* (Le Calvez, 1947).

Některé foraminifery, jsou schopné jako potravní zdroj využívat tzv. DOC, neboli rozpuštěný organický uhlík. Jedná se například o foraminiferu *Notodendrodes antarcticos* (DeLaca et al., 1981, DeLaca, 1982). Foraminifera rychle metaboluje aminokyseliny a glukosu rozpuštěné v mořské vodě. Pokud má však foraminifera příležitost, využívá i ostatní energetické zdroje jako například bakterie a nespolehá tak pouze na využívání DOC. DOC může představovat důležitou část nutriční výživy foraminifer v průběhu oligotrofických období (DeLaca, 1982).

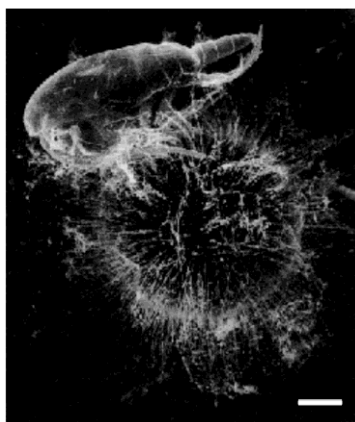
Symbiotické vztahy foraminifer můžeme rozdělit na tři hlavní skupiny dle typu symbiózy, a to na symbiózu s řasami, symbiózu s bakteriemi a chov chloroplastů (Lee & Anderson, 1991a; Lopez, 1979; Lee et al., 1988; Bernhard, 1996).

Chov chloroplastů nebo též chloroplastové hospodaření je proces, při kterém foraminifera dočasně odejme jiné buňce pouze chloroplast, nikoliv celou buňku a „ubytuje“ ho ve vlastní cytoplazmě. Tato strategie se objevuje u bentických foraminifer, jak v mělkovodních, tak hlubokovodních ekosystémech (Lopez, 1979; Leutenegger, 1984; Lee et al., 1988; Lee & Anderson, 1991a; Bernhard, 1996).

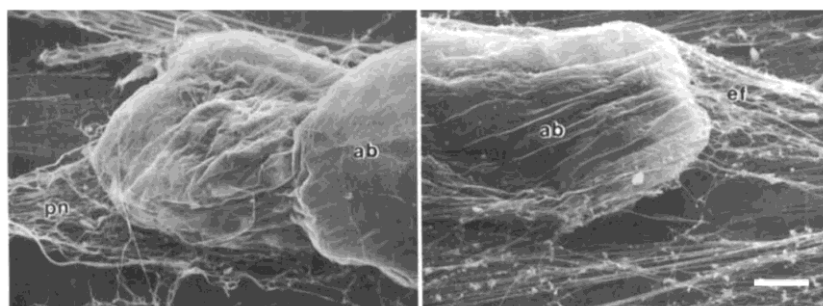
Bakteriální symbióza byla pozorována u bentických foraminifer obývajících anoxické nebo disoxické podmínky (Bernhard, 1966).

Symbióza s řasami se objevuje u foraminifer u třech řádů: Miliolida, Rotaliida a Globigerinida. Foraminifery využívající symbiózu řas jsou z velké většiny obyvatelé mělkých vod z oligotrofických, tropických a subtropických ekosystémů. Nejdiverzifikovanější spektrum symbiontů má řád Miliolida: Chlorophyta, Rhodophyta, Dinoflagellata, Diatomacea. Symbionty nosící členové řádu Rotaliida upřednostňují pouze řasy skupiny Diatomacea. Planktoní foraminifery řádu Globigerinida mohou

hostit nejčastěji Dinoflagellata a Chrysophyta (Leutenegger, 1984; Lee & Anderson, 1991a). Tato diverzita symbiontů zároveň vede k tomu, že foraminifery dle svých symbiontů prosperují v určitých, pro symbionty ideálních podmínkách, což vede k hloubkové stratifikaci ve fotické zóně. Například nejmělčí habitaty si vybírají foraminifery, které mají za symbionty Chlorophyta (~30m), oproti tomu jedinci se symbionty typu Dinoflagellata a Rhodophyta mohou obývat o něco hlubší habitat (~65m), jedinci s Diatomacea až 130m (Leutenegger, 1984; Hallock et al., 1991b; Lee & Anderson, 1991a). Vztahy mezi foraminiferou a jejím symbiotickým hostem jsou velmi komplexní a komplikované. V zásadě symbiont uvolňuje výměšky do foraminifery a zásobuje ji organickým uhlíkem, vzácně může uspokojit veškerou její potřebu. Symbionti mohou také podporovat kalcifikaci schránky (Bé et al., 1982; Duguay, 1983). Foraminifera naoplátku poskytuje symbiontům stabilní mikroprostředí, rozpuštěný dusík, fosfor a další nutričně důležité látky (Lee & Anderson, 1991a). U foraminifer se symbionty může hrát důležitou roli karnivorie pro obstarání důležitých látek pro správnou produkci jejich symbiontů (Jorgensen et al., 1985).



Obr. 10: Planktonická foraminifera lapící svoji kořist pomocí pseudopodií. Měřítka 10 μ m (<http://www.bowserlab.org>).



Obr. 11: SEM snímky foraminifery lapící svou kořist. Měřítka 5 μ m (Bowser et al., 1992).

3.1.4. Růst

U primitivních foraminifer dochází k plynulému růstu, který dává vzniku jednodělné schránce. Naopak u vícekomůrkových forem dochází k růstu periodicky. Při tvoření nové komůrky vystoupí z poslední komůrky protoplazma ve formě pseudopodií, část těchto pseudopodií shromáždí u některých forem cizorodá tělíska z okolního prostředí, vytvoří z nich cystu, uvnitř které dochází k vytváření nové komůrky. Ke vzniku této aglutinované cysty však nemusí docházet. Tvorba nové komůrky trvá foraminifeře kolem 5 – 8 hodin. Při růstu nové komůrky může taktéž docházet k resorpci starších částí schránky. U některých skupin, např. Rotalidae, bývá při tvorbě nové komůrky uložena nová vrstva materiálu pouze na poslední komůrce nebo může být uložena na celé schránce (Pokorný, 1954). Růst je velice charakteristický pro jednotlivé skupiny foraminifer, je tedy mnoho variant přirůstání v závislosti na druhu foraminifery.

3.1.5. Životní cyklus

Typický životní cyklus foraminifer je charakteristický střídáním sexuální a asexuální generace.⁵ Dnes jsou životní cykly známy pro naprostou minoritní skupinu foraminifer z jejich obrovské diversity. I tak jsou schopny poskytnout cenné informace o variacích životních cyklů foraminifer a s tím korespondující variací morfologickou (Sen Gupta, 1999).

Například *Elphidium crispum* je dimorfická foraminifera (Lister, 1985, 1903; Schaudinn, 1985; Jepps, 1942). Dospělý gamont, který produkuje gamety, je jednobuněčný a má megalosférickou schránku charakteristickou poměrně velkým proloculem, ale malým průměrem. Dospělý agamont, který produkuje další generaci mnohonásobným dělením, je mnohoaderný s malým proloculem a relativně velkým průměrem schránky. *E. crispum* produkuje dvojbičíkaté gamety a je gametogamní (gamety uvolňuje přímo do mořské vody), což je obvyklé pro většinu foraminifer

5: Ve skutečnosti se ukazuje, že životní cyklus foraminifer je velice složitý a nemusí být nutně ryze dimorfický, jak se předpokládalo. Některé foraminifery ovšem opravdu prochází dimorfickým cyklem viz. *E. crispum*, u jiných dochází ke komplikovanějšímu střídání generací.

(Goldstein, 1997). Fertilizace poté proběhne splynutím dvou gamet od různých jedinců. Bičíkaté gamety jsou typicky poměrně malé (1-4 μ m), výsledná zygota je taktéž malého rozměru. U gametogamních druhů může zygota strávit počáteční fázi jako „nahá“ (bez schránky) améba, kdy se krmí a roste, než dojde ke kalcifikaci a formování mikrosférického proloculu (Sen Gupta, 1999).

Meióza u foraminifer se projevuje v pokročilých fázích cyklu na rozdíl od vyšších živočichů, kde je částí gametogeneze. Objevuje se u agamonta, jako integrální část mnohonásobného dělení. Výsledkem jsou haploidní jedinci, kteří rostou a dospějí do jednojaderných gamontů. Gametogeneze se poté objeví u haploidních jedinců a zahrnuje pouze mitotické dělení (Sen Gupta, 1999).

U foraminifer hovoříme o tzv. střídání generací (obr. 14). Střídání generací u foraminifer může být obligatorní nebo fakultativní. Obligatorní střídání generací, je například výše zmíněný dimorfický cyklus *E. crispum*. Fakultativní střídání generací se vyznačuje komplikovanějším cyklem, zahrnujícím odlišný proces než u obligatorního případu. V několika případech tento cyklus zahrnuje reprodukci mnohonásobným dělením. V tomto případě agamont začíná jako zygota a je diploidní. Agamont může podstoupit meiózu a dělení, tím produkuje haploidní jednojaderné gamonty, kteří pak dospívají. Alternativně může agamont produkovat mnohonásobným dělením druhou asexuální generaci, schizonty, kteří produkují sérii asexuálních generací. Typ dělení, který se vyskytuje u schizontů bohužel ještě není znám (Sen Gupta, 1999). Toto fakultativní střídání generací se označuje jako biologický trimorfismus a bylo dokumentováno například na druhu *Heterostegina depressa* (Rottger et al., 1998). Tento cyklus obsahuje jednu mikrosférickou generaci a dvě megalosférické, gamonta a schizonta (obr. 14); (Sen Gupta, 1999; Rottger et al., 1998)

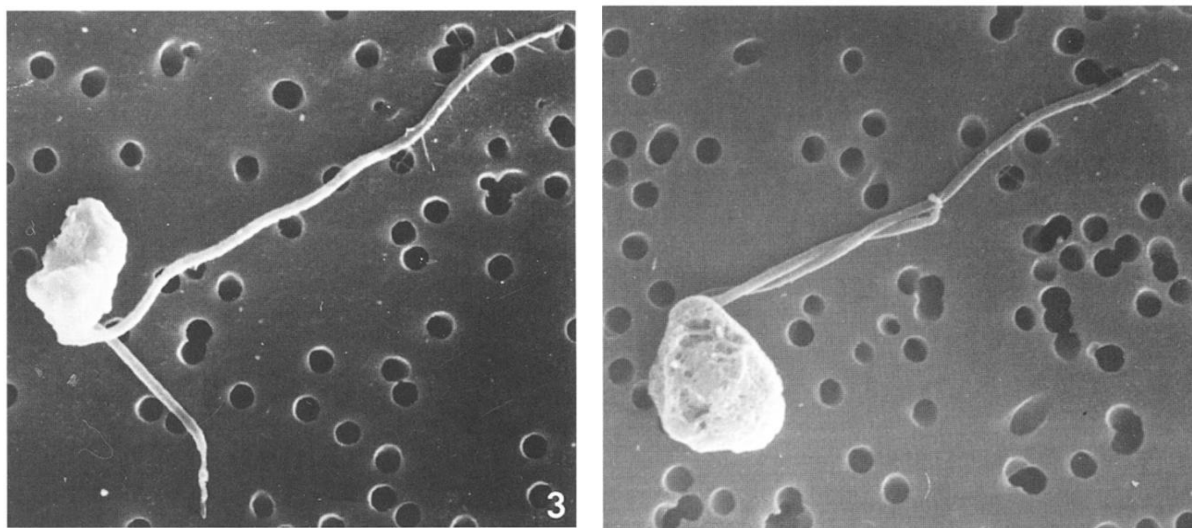
Některé foraminifery naopak zredukovali původní životní cyklus tím, že vynechali jednu z generací. Je tomu tak například u parazitické foraminifery *Fissurina marginata*, která zřejmě ztratila sexuální část cyklu (Le Calvez, 1948; Arnold, 1964).

Naopak u planktonických foraminifer byla pozorována pouze sexuální reprodukce. Zřejmě došlo ke ztrátě cyklu, kde se vyskytuje mnohonásobné dělení a stádium agamonta. Dochází tedy k tomu, že gamonti, kteří jsou jednojaderní, podstoupí

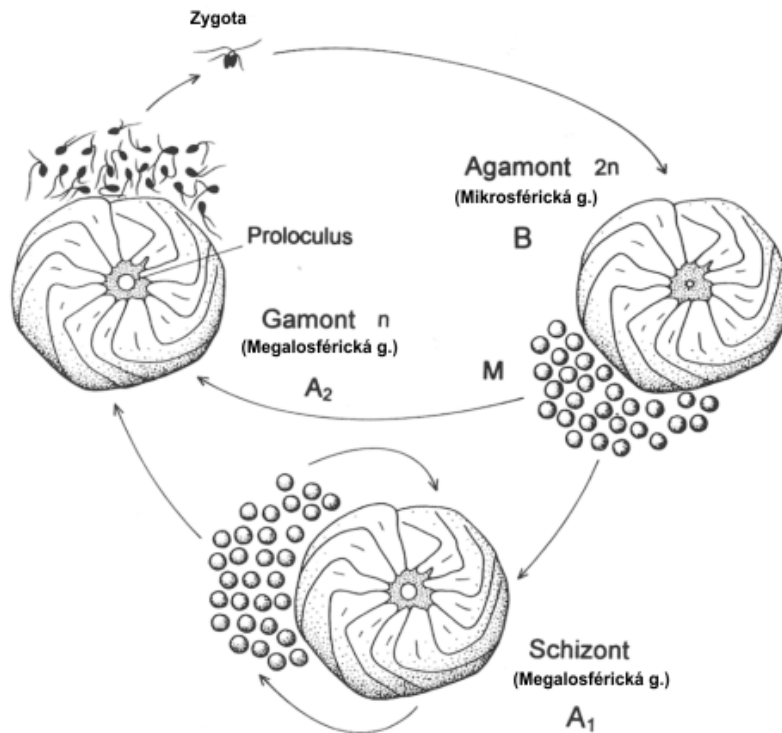
gametogenezi a vyprodukují tisíce volně plovoucích biflagelátních gamet, které jsou uvolněny přímo do mořské vody.

Gamety foraminifer mohou být biflagelátní (Obr. 12 – 13), triflagelátní nebo améboidní. Nejběžněji se vyskytují biflagelátní, jak u planktonických, tak bentických foraminifer. Triflagelátní se vyskytují například u *Discorbis patelliformis* nebo *Nummulites versus* (Myers, 1940; Le Calvez, 1950; Rottger et al., 1998). Améboidní gamety se vyskytují u allogromidů, například *Allogromia laticollaris* (Arnold, 1995).

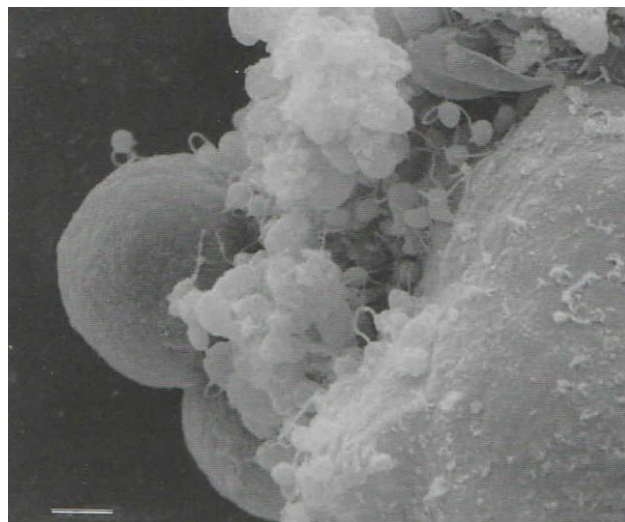
Fertilizace u foraminifer může být několika typů, gametogamní, gamontogamní a autogamní (Grell, 1973). Gametogamie je nejběžnější způsob a zahrnuje uvolnění gamet přímo do mořské vody (obr. 15), kde proběhne fertilizace. Gametogamie je asociována se vznikem tisíců malých biflagelátních gamet (obr. 12; 13). Gamontogamie se vyznačuje asociací gamet v páry nebo skupiny, předtím než dojde k uvolnění gamet. Gamontogamní foraminifery většinou produkují jak triflagelátní, tak améboidní gamety. Autogamie neboli sebeoplození je charakteristické améboidními gametami, které ovšem zůstávají uvnitř schránky, kde dojde k oplození a následně po oplození mláďata opouští schránku (Sen Gupta, 1999).



Obr. 12 - 13: SEM snímky biflagelátních gamet foraminifery *Amphistegina gibbosa*. Na delším bičíku jsou v distální části vidět mastigonemata. Velikost gamet je 2.6 μm (C. Dettmering et al., 1998).



Obr. 14: Životní cyklus foraminifery *Amphistegina gibbasa*. Horní část ukazuje zdokumentovaný dimorfický životní cyklus mezi haploidním, megalosférickým gamontem s gametami a mikrosférickým diploidním agamontem s potomstvem, produkovaným mnohonásobným dělením. Spodní část ukazuje megalosférickou generaci schizonta, reprodukcujícího se cyklickou schizogonií mezi agamontem a schizontem. Symboly: n , haploidní; $2n$, diploidní; M , meióza; A_1 , megalosférický schizont; A_2 , megalosférický gamont; A_3 , mikrosférický agamont; Proloculus (upraveno dle C. Dettmering et al., 1998).



Obr. 15: SEM snímky uvolňování gamet u druhu *Triloculina oblonga*. Jedná se o biflagelátní gamety, měřítko je 5 μm (Sen Gupta, 1999).

4. Schránka

4.1.1. Typy schránek dle materiálu

Většina foraminifer si vytváří pevnou schránku, která je složená z anorganického nebo organického materiálu, jež je celá vylučována přímo živočichem tzv. sekreční, nebo částečně stavěna aglutinovaným materiálem (Pokorný, 1954).

Schránky dle materiálu můžeme rozdělit na čtyři hlavní typy.

a) Tektinové schránky

Jsou považovány za nejprimitivnější schránky. Od této primitivní schránky lze sledovat vývoj k dalším typům a to pomocí zpevnění, dosaženého dvěma způsoby: aglutinací cizorodých tělísek nebo vylučováním anorganické hmoty ve stěnách schránky (Pokorný, 1954).

b) Aglutinované schránky

Jsou schránky tvořené slepením cizorodých částíček. Cizorodé částíčky jsou spojeny tmelem, který je vylučován živočichem a může být různé povahy. Za nejprimitivnější tmel lze považovat tmel tektinový, může být však také vápenitý nebo křemitý. Některé tmely obsahují příměsi jiných prvků a způsobují tak zbarvení schránek, například trojmocné železo způsobuje červenou barvu schránky. Formy s vápenitým tmelem se vyskytují většinou v teplých vodách, oproti tomu formy s křemitým tmelem se vyskytují ve vodách chladnějších. Materiál, ze kterého je schránka slepována, není vybrán náhodně. Lze rozlišit selekci jak materiálu, tak jeho barvy a velikosti. Díky tomu lze některé druhy rozlišit právě díky typické selekci materiálu pro svou schránku. Někdy je aglutinace jev druhotný, k jehož vzniku došlo až po důkladném vytvoření anorganické schránky čistě sekrečního typu (Pokorný, 1954).

c) Křemité schránky

S křemitými schránkami se setkáváme u foraminifer poměrně vzácně. Jedná se o jedinou skupinu Silicoloculinida. Schránka je tvořena amorfním opálem a je imperforátní a má terminální ústí. Jedná se o rod *Miliammelus* (Sen Gupta, 1999).

d) Vápnité schránky

Jsou nejběžnějším typem schránek, se kterými se u moderních foraminifer setkáváme. Uhličitan vápenatý, který tvoří hmotu schránek, je převážně v kalcitové modifikaci. Vyskytují se však i schránky v aragonitové modifikaci uhličitanu vápenatého, které nejsou zdaleka tak hojné a časté jako schránky kalcitové. Uhličitan vápenatý ve schránkách foraminifer nebývá výlučnou komponentou. Například procento Si kolísá ve schránkách od 0,022 do 15,33%, Al od 0,022 do 3,98%, MgCO_3 od 1,79 do 15,33%. Schránky foraminifer obsahují taktéž spoustu prvků pouze jako příměsi. Jedná se téměř o komplexní škálu prvků, některé jsou však zastoupeny hojněji. Největší procento tvoří prvky alkalických zemin: Mg, Sr, Ba. Z nich stroncium se vyskytuje v koncentraci 1 – 5%, což je druhý nejvyšší obsah tohoto prvku po radioláriích, ve schránkách mořských bezobratlých. Z alkalických kovů se nejvíce vyskytuje Na a to v koncentraci od 0,5 – 7%. Je zřejmé, že složení schránek ovlivňuje ekologické poměry. Některé prvky jsou schopny tyto ekologické faktory reflektovat, například obsah hořčíku roste se zvyšující se teplotou vody, ve které živočich žije (Pokorný, 1954).

4.1.2. Tvar schránky

Ve fylogenezi foraminifer můžeme pozorovat velké tvarové rozrůznění. Lze si všimnout opakování nepatrného počtu základních tvarů v různých vývojových větvích a jejich vytváření nezávisle na sobě. Příčiny tvarového rozrůznění a opakující se tvorby stejně vyhlížejících tvarů jsou dosud v mnoha případech neznámy. Důvody je třeba hledat v adaptivní radiaci, podmíněné ekologickými faktory, vlivy na fyziologii organismu a působením přirozeného výběru (Pokorný, 1954).

4.1.3. Struktura stěn schránky

Mezi vápenitými foraminiferami rozlišujeme dvě skupiny podle charakteristického vzhledu schránky. Systematikové vápnité foraminifery rozdělili na Porcellanea a Hyalina (=Vitrocalcareia). Schránky se tedy dělí na porcelánové a hyalinní (Pokorný, 1954).

a) Porcelanní schránky

Tyto schránky mají charakteristický vnější vzhled, který je v dopadajícím světle skutečně porcelánového charakteru. Jsou neprůsvitné a mléčně bílé. Příčinou tohoto charakteristického vzhledu jsou kalcitové krystalky, z nichž je stěna složena. Dopadající světlo se jimi jednak odráží a jednak lomí. Rozměry jednotlivých krystalků jsou přibližně stejné, avšak jejich optická orientace není jednotná. Často jsou krystalky protaženy podle své vertikální osy. V tomto případě jsou často orientovány svými vertikálními osami paralelně s povrchem stěn, kolmo na něj, šikmo k povrchu, nebo může optická orientace chybět. Orientace se mění během růstu jedince. Charakteristickým znakem porcelanních schránek je, že mají v procházejícím světle hnědou barvu, jež fosilizací někdy mizí (Pokorný, 1954).

b) Hyalinní schránky

Typické hyalinní schránky mají průsvitné až průhledné stěny sklovitého vzezření. Patří sem však také formy, jež mají neprůhledné schránky subporcelanního vzhledu. Typické hyalinní schránky mají stěny složené z kalcitových hranolků, které jsou postaveny kolmo k povrchu. Toto uspořádání způsobuje, že dopadající světlo netvoří refrakční úhly, jimiž by bylo odráženo zpět. Je však mnoho forem s obdobnou strukturou, jejichž vzhled je subporcelanní. Za hlavní příčinu neprůhlednosti stěn je považována pórovitost stěn. Dalším rysem je laminace těchto schránek, která vzniká během růstu schránky. Každá vrstva nové komůrky překryje i komůrky předchozí a vzniká tedy mnohvrstevná stěna na starších komůrkách, zatímco poslední komůrka má vždy jen jednu vrstvu (Pokorný, 1954).

Klasifikace struktur stěn je založena víceméně na pozorování geologicky mladých foraminifer. Je tedy značně výrazem současného historického stavu vývoje skupiny. Znamená to tedy, že je nesprávné použít tyto kritéria na schránky foraminifer z jiného historického vývojového období (např. paleozoikum), kde tyto znaky jsou méně vyhraněné a kde existuje spousta přechodových vývojových typů a syntetických typů, které nemají v současném historickém stavu vývoje ekvivalenty (Pokorný, 1954).

4.1.4. Perforátní a imperforátní schránky

Významným systematickým znakem foraminifer je přítomnost pórů ve stěnách schránky. Nejvýraznější je u schránek vápenitých, avšak vyskytuje se i u jiných typů schránek (mnohé aglutinované formy např. v rodě *Textularia*), které mají schránku prostoupenou drobnými póry. U vápenitých foraminifer je pórovitost zjevně tak nápadným, že jí můžeme použít k rozdělení na dvě velké skupiny: *Calcarea perforata* a *Calcarea imperforata* (Pokorný, 1954). První skupina bývá vždy ztotožňována se skupinou *Hyalina*, druhá se skupinou *Porcellanea*. Toto rozdělení zcela neodpovídá skutečnosti, protože perforované stěny nalézáme i u skupiny *Porcellanea*, byť zřídka. Velikost pórů značně kolísá, bývá však pro jednotlivé formy charakteristická a mění se často během ontogeneze. Povaha pórů je například velmi důležitá u planktonických foraminifer, kde je jí přisuzován taxonomický význam. Povaha pórů u téhož druhu je konstantní, ale ve vývojové řadě bývají často póry jemnější u geologicky starších forem (Pokorný, 1954).

U hyalinních foraminifer má charakter pórů rozhodující vliv na vzhled schránky. Jsou-li póry velmi jemné, nenastává refrakce dopadajícího světla a schránka má tedy vzhled typicky hyalinní. Jsou-li póry hrubší, světlo se láme a odráží, čímž se vzhled schránky stává subporcelanní. Velmi hrubé póry umožňují procházení světla bez překážek stejně jako plochami mezi nimi. Schránka má pak hyalinní vzhled, jak můžeme pozorovat u některých planktonických foraminifer (Pokorný, 1954).

4.1.5. Morfologie částí schránky

a) Proloculum

Počáteční komůrka schránek foraminifer se nazývá proloculum. Je-li proloculum spojeno s následujícími komůrkami prostým otvorem nebo otvorem na konci trubičky, mluvíme o proloculu orthostylním. Komunikuje-li zárodečná komůrka s následující spirálně zakřiveným průchodem, mluvíme o proloculu flexostylním. U některých vývojově pokročilých velkých foraminifer bývá zárodečná část schránky složena ze dvou či více komůrek, které mají od ostatních odlišnou podobu. Tyto komůrky nazýváme souborně nukleokoncha (Pokorný, 1954).

b) Postembryonální komůrky

Komůrky, které následují po proloculu, mají různý tvar. Jsou dlouze tubicovité, nepravidelné, kulovité, kapkovité, sedlovité, válcovité, trojhranné, čtyřhranné, hranolovité atd. Objem po sobě přirůstajících komůrek se zpravidla zvětšuje (Pokorný, 1954).

Důležité pro popisování morfologie mnohkomůrkových schránek je styl vinutí ve spirále, počet komůrek v jednom závitu a vinutí v prostoru. Pokud překrývají předchozí závity a ty nejsou vidět, nazývá se schránka involutní. Pokud jsou závity patrné, nazýváme ji evolutní. Strana, na které je patrný směr vinutí schránky je označována za spirální stranu, opačná za stranu umbilikální. Dalším morfologickým prvkem je počet komůrek v jednom závitu – jedna komůrka v jednom závitu je schránka monoseriální; pokud jsou v jednom závitu dvě komůrky, jedná se o biseriální schránku; pokud tři, tak triseriální schránku (Boersma, 1998).

Rozdělení schránek na základní morfologické typy:

1) Jednkomůrkové schránky

2) Mnohkomůrkové schránky

2.1) Podle počtu řad komůrek

- **monoseriální** (jedna řada)
- **biseriální** (dvě řady)
- **triseriální** (tři řady)

2.2) Podle stylu vinutí ve spirále

- **evolutní** (jsou vidět jednotlivé závity)
- **involutní** (nejsou vidět jednotlivé závity)

2.3) Podle vinutí v prostoru

- **planispirální** (ploše spirální)
- **trochospirální** (prostorově spirální)

c) Přepážky (septa) a švy (sutury)

Místa, v nichž se přepážky mezi komůrkami srůstají se stěnou schránky, nazýváme švy neboli sutury. U některých složitějších forem vytváří každá další komůrka svou vlastní stěnu proti komůrce předešlé, takže přepážky mezi komůrkami jsou dvojité. Vzhledem k povrchu schránky jsou švy nejčastěji vkleslé nebo jsou v úrovni okolního povrchu, či vynikají nad jeho úroveň. Jsou-li švy značně ztlustělé, označujeme je jako švy limitní. Průběh švů je rovný, esovitý, sigmoidální, nebo značně nepravidelný (Pokorný, 1954).

d) Ústí (apertura)

Pojmem apertura (ústí) označujeme otvor, který slouží pro hlavní komunikaci plazmy, která se nachází uvnitř schránky, se zevnějškem. Tvar ústí, počet ústí a poloha ústí jsou velmi důležitými systematickými znaky (Pokorný, 1954).

V nejjednodušším případě je ústí jednoduché, okrouhlé, na distálním konci komůrky. U trubicovitých schránek jím bývá většinou nezúžený konec rourky (obr. – 1). U složitějších forem nabývá ústí specializovanějších tvarů a podob. U spirálních forem rozeznáváme podle polohy ústí bazální (obr. – 2) při vnitřní sutuře čelní stěny poslední komůrky, ústí centrální poblíž středu čelní stěny (obr. – 3) a ústí periferní (obr. – 4). Pro trochospirální tvar je nejcharakterističtější ústí bazální, naopak pro přímočarý sled komůrek je charakteristické ústí terminální (obr. – 5), (Pokorný, 1954).

Tvary ústí jsou velmi rozlišné. Existují ústí okrouhlá, polokruhovitá (obr. – 9), srpkovitá (obr. – 6), šterbinovitá (obr. – 11 - 7), slzovitá (obr. – 8), trojhranná a čtyřhranná. Okraje ústí mohou vytvářet vyvýšený okraj, jenž může mít podobu krčku nebo pysku (obr. – 10). Jindy pokračuje od ústí dovnitř schránky tzv. entosoleniální rourka nebo ploténka (obr. – 11). U nejpokročilejších forem je ústí od dutiny vlastní komůrky odděleno přehrádkou, která za vnějším ústím vytváří tzv. aperturální komůrku (obr. – 13). Dále se mohou vyskytovat ústí dendriticky větvená (obr. – 12), a to například u skupin Peneroplidae. Někdy může být ústí shora částečně kryto vápenitými ploténkami. U mnoha skupin se vyskytují ústí složená (obr. – 14). Hojná jsou též ústí řesetovitá, složená z množství drobnějších otvůrků, zaujímajících velkou část čelní stěny (obr. – 15). Řesetovitá ústí mají různý původ, mohou být buď primární nebo mohou

vzniknout srůstem ústních zoubků či vytvářením trámeček mezi ústními paprsky. U některých rodů je v činnosti několik velkých ústí na větším počtu komůrek současně (*Globigerinoides*, *Pseudotextularia*), (Pokorný, 1954).

Účel složitých modifikací tvaru ústí není dosud bezpečně objasněn. Někteří autoři komplikaci okrajů ústí vykládají jako zařízení k lepšímu ulpívání protoplazmy. U foraminifer v mnoha větvích je známa tendence ke zmenšování ústí, respektive zakrývání novými strukturami. U některých forem např. u rodu *Orbulina*, došlo k úplné ztrátě ústí. Spojení se zevnějškem je u těchto forem nahrazeno póry ve stěnách (Pokorný, 1954).

e) Stavba stěn a komůrek

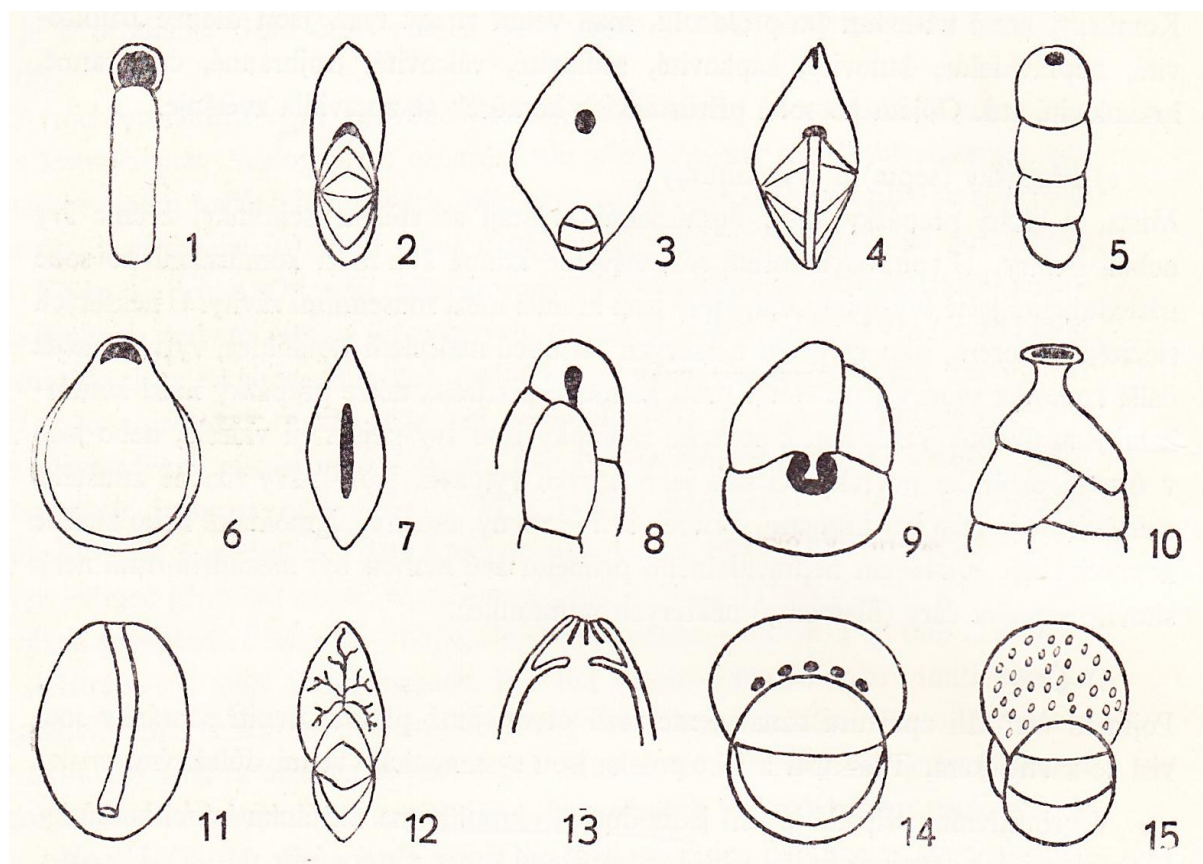
Stěny komůrek mohou být druhotně ztlustěny. U aglutinovaných typů jsou ztlustělé stěny prostoupeny četnými nepravidelnými kanálky, jež se rozšiřují v dutinky. Tyto stěny pak označujeme jako labyrintní. V dalším vývoji může dojít k pokračování vylučování aglutinovaného materiálu uvnitř komůrek až do té míry, že tato hmota, prostoupená dutinkami, zaplní větší část komůrky nebo celou komůrku. Hovoříme pak o labyrintních komůrkách (Pokorný, 1954).

K druhotnému ztlučování dochází i u vápenitých foraminifer. Tyto druhotné vyloučeniny, jež nazýváme druhotnou kostrou, mají charakter vrstvy, která zevnitř zdvojuje původní stěnu. Tato vrstva bývá kompaktní i u forem, které mají perforované stěny. Jednoduché komůrky mohou být rozděleny druhotnými přepážkami na menší komůrečky. S komůrečkami se setkáváme jak u aglutinovaných, tak u vápenitých forem (Pokorný, 1954).

f) Skulptura

Většina foraminifer má jednoduchý povrch schránek. Avšak od hladkých a lesklých schránek existují přechody k formám s drsným, až s hrubě zrnitým povrchem. Hojné jsou schránky, které jsou na povrchu opatřeny výrůstky nejrůznějších tvarů a druhů. U aglutinovaných foraminifer jsou tyto útvary řídké, můžeme však vidět široké průsvitné blanité lemy (*Spiroplectammina carinata* d'Orbigny). Velkého rozvoje dosahují tyto výrůstky u forem vápenatých. Mohou být vyvinuty jako žebra (*Nodosaria*), blanité lišty (*Uvigerina*), lemy (*Lagena*, *Robulus*), nebo mřížoví (*Lagena*, *Globigerina*), trny (*Bulimina*, *Siphnodosaria*), drobné osténky (*Uvigerina*, *Globorotalia*),

bradavčité útvary zvláště na umbiliku a na proximálních částech švů atd. Skulptura často na posledních komůrkách slábne. Skulpturní útvary bývají často vykládány účelově, a to jako zpevňovací zařízení, nebo jako zařízení kotevní. U některých vápenitých foraminifer bylo pozorováno, že intenzita skulptury přímo závisí na obsahu vápníku ve vodě (Pokorný, 1954).



Obr. 16: Tvary ústí foraminifer. 1. Volný konec spirálně zavinuté rourky; 2. Bazální ústí; ústí ve středu čelní (aperturální) stěny; 4. Bazální a obvodové ústí; 5. okrouhlé terminální ústí; 6. Srpkovité boční ústí; 7. Štěrbínovité terminální ústí při pohledu shora; 8. Slizovité ústí; 9. Polokruhovitě ústí se zoubkem; 10. Ústí s lahvicovitým krčkem; 11. Ústí, jež pokračuje dovnitř entosoleniální rourkou; 12. Stromečkovité (dendritické) ústí; 13. Paprsečité terminální ústí s aperturální komůrkou, s níž je poslední normální komůrka spojena okrouhlým otvůrkem (v řezu); 14. Zmnožené ústí na basi čelní stěny; 15. Řešetovité ústí. – Pokorný, 1954

5. Ekologie foraminifer

5.1.1. Základy ekologie foraminifer

Převážná část druhů foraminifer jsou druhy mořské. Velmi malá část se přizpůsobila životu v brakických vodách. Převážná většina foraminifer jsou bentické druhy, které jsou evolučně starší skupinou než planktonické foraminifery. Procentuální poměr planktonických a bentických druhů je zhruba 80 ku 20, ve prospěch bentických druhů (Pokorný, 1954; Murray, 2006).

Ekologické nároky foraminifer jsou velmi složité a typické pro určité skupiny druhů. Jedná se o specifika založené hlavně na prostředí, která foraminifery obývají. Vyplývá z toho, že ekologie foraminifer je nesmírně složitá, vázaná vždy specificky na určité prostředí, které nazýváme provincií a dále na specifickou sukcesi druhů, které dané prostředí obývají. V rámci těchto provincií se vyvíjejí individuální ekologické vztahy, právě na základě jejích parametrů, jako mohou být například geografická pozice, druhové zastoupení jednotlivých rodů apod. Je těžké tedy uvést ekologické faktory, které lze považovat za nejvýznamnější, jelikož jde o věc individuální, vázanou vždy na určité společenstvo. Můžeme vyčlenit několik hlavních faktorů a pozorovat určité zákonitosti v globálním měřítku. Jedná se převážně o distribuci provincií na základě teploty, která je nejdůležitějším ekologickým faktorem pro rozšíření hlavně planktonických foraminifer. U bentických foraminifer se uplatňuje více faktorů.

5.1.2. Základy ekologie bentických forem

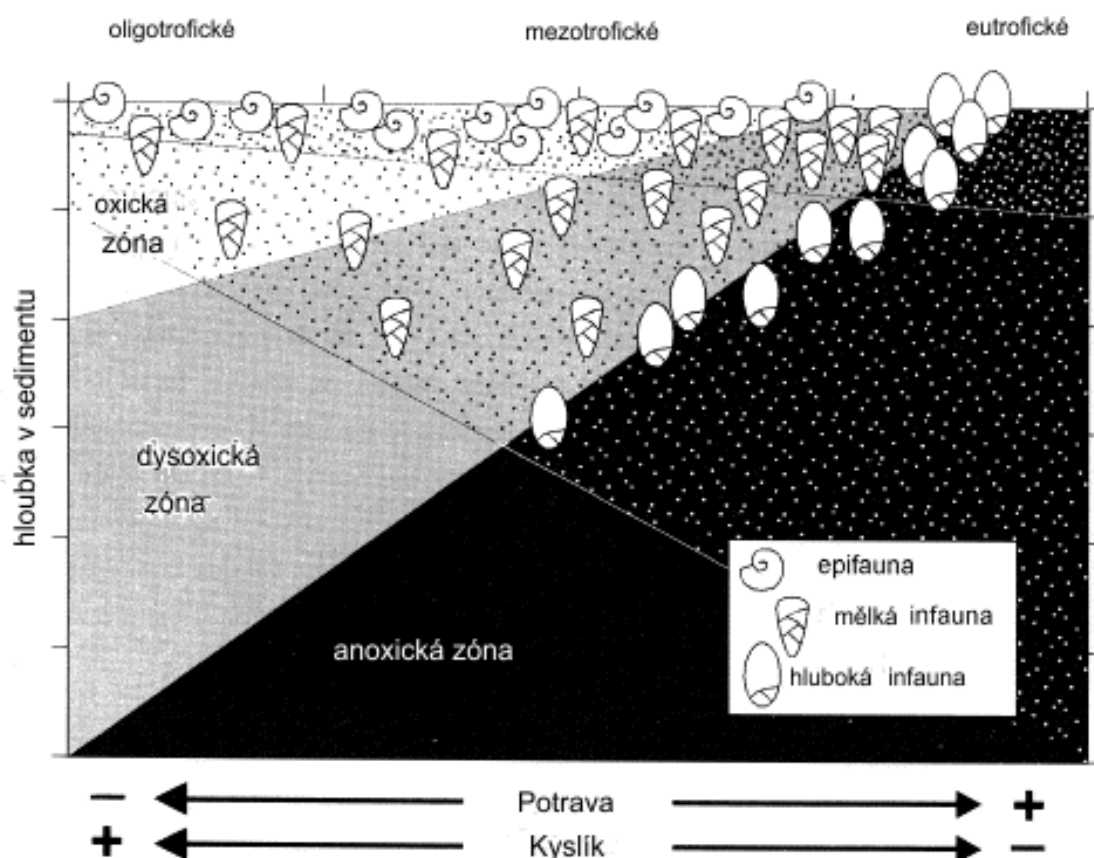
Bentické foraminifery zaujímají většinovou část z celé skupiny foraminifer.

Bentické foraminifery mohou v zásadě žít trojím způsobem a to buď jako epifauna, semi-infauna nebo infauna. Epifauna znamená, že žijí na nebo nad povrchem sedimentu, semi-infauna znamená, že žijí částečně pod a částečně nad povrchem sedimentu a nakonec infauna znamená, že žijí přímo v sedimentu. Dále tyto tři hlavní způsoby života můžeme každý rozdělit na kategorie podle toho, zda foraminifera je tzv. sesilní, což znamená, že je imobilní, žije přisedle a není schopná pohybu na jiné

místo; dále může žít foraminifera přisedle (např. na rostlinách), je však schopná pohybu (při nedostatku potravy), tomuto způsobu života se říká „clinging“; nebo mohou být vagilní, což znamená, že se volně pohybují (Murray, 2006).

Hlavní ekologické nároky bentických foraminifer popsal Jorissen et al. 1995 v tzv. TROX modelu, který říká, že obsah potravy a obsah kyslíku jsou hlavními faktory určující vertikální distribuci bentických foraminifer v sedimentu. Jedná se o model, který popisuje tuto vertikální distribuci v oligotrofických, mezotrofických a eutrofických prostředích (obr. 17). (Jorissen et al., 1995).

Dále bentické foraminifery reagují z ekologického hlediska na další pro ně důležité ekologické faktory jako jsou: substrát, jeho zrnitost, anoxie v substrátu, obsah dusíku v substrátu, dostupnost materiálu pro stavbu schránky, foraminifery se symbionty musí reagovat na požadavky svých symbiontů, jako může být batymetrie, iluminace (světlo) a spousta dalších faktorů, které jsou ryze individuální v určitých habitatech jako je např. potravní konkurence.



Obr. 17: TROX model vertikální distribuce foraminifer v sedimentu na základě obsahu potravy a obsahu kyslíku (Upraveno dle Jorissen et al., 1995).

5.1.3. Základy ekologie planktonických forem

Planktonické formy foraminifer mají ekologické nároky odlišné než bentické formy a to z jasného důvodu, kterým je odlišný způsob života a obživy.

Planktonické formy jsou velmi často nositeli symbiontů, tudíž řada ekologických nároků se týká právě toho, aby zaopatřily pro symbionty ideální prostředí. Mluvíme tedy o batymetrii (hloubce), světelných podmínkách, salinitě, obsahu fosfátů, vlastnostech vody a s tím spjatým např. obsahem vápníku pro stavbu schránky a samozřejmě i zde jsou pak vlastní individuální podmínky v určitých provinciích, jako je např. druhová konkurence.

Planktonické foraminifery jsou obecně intolerantní ke snížené salinitě. Nejnížší pozorovaná salinita, ve které byly pozorovány živé foraminifery je 30‰ (Boltovskoy, 1976). Za druhy, které jsou nejtolerantnější na hyposalinní podmínky jsou považovány *Globigerina bulloides*, *G. quinqueloba*, *Globigerinita uvula*, *Globigerinoides ruber*, *Neoglobobulimina pachyderma* a *Orbulina universa*; tyto druhy byly pozorovány ve vodách se salinitou 30,5 - 31‰ (Bé & Tolderlund, 1971).

5.1.4. Základní ekologický faktor – teplota a rozdělení foraminiferové fauny do biogeografických provincií

Základní rozdělení foraminiferové fauny do provincií jako první zpracoval Joseph Cushman v roce 1948. Všiml si, že například lagenida charakterizují kontinentální šelfy, miliolida (s některými výjimkami jako např. *Pyrgo*) jsou nejrozšířenější v mělkých teplých vodách, zatímco velké bentické foraminifery jsou omezeny na tropické vody s maximální hloubkou 60m. Cushman zvažoval, zda teplota je tímto dominantním faktorem distribuce foraminifer. To ho vedlo k vytvoření globálních provincií rozdělených na teplomilnou skupinu faun a chladnomilnou skupinu faun (Sen Gupta, 1999).

Skupina chladnomilných faun je celkem homogenní celek. Je to pochopitelné z důvodu spojení chladných oblastí severní polokoule s oblastmi jižní polokoule pomocí chladných proudů, kde ekologické podmínky velmi málo kolísají. Druhové složení v jednotlivých dílčích oblastech však není jednotné. V dnešních

chladnomilných faunách převládají primitivní aglutinované formy. Mnohé druhy dosahují ve studených vodách větších rozměrů, než ve vodách teplých. Platí to především právě o aglutinovaných formách (Pokorný, 1954).

Skupina faun teplomilných je méně homogenní. Jsou rozeznávány základní skupiny faun, které jsou pak složitě vnitřně děleny. Faunu nejteplejších vod, zvláště fauny vázané na korálové útesy, charakterizují velké vápnité formy např. *Alveolinella*, *Amphistegina* atd. Často můžeme pozorovat velmi lišící se společenstva, která lokálně žijí vedle sebe. Tato odlišnost je dána druhotnými ekologickými faktory (Kapitola 5.1.2.; 5.1.3.); (Pokorný, 1954).

U planktonických forem můžeme pozorovat další fenomény v závislosti právě na teplotě. Jde například o velikost a množství pórů, kdy největší porozita byla pozorována u tropických druhů žijících u hladiny (Bé, 1968). Zároveň to může poukazovat na hydromechanickou funkci pórů v teplé vodě, která má malou hustotou (Scott, 1972).

Je zřejmé, že z hlavních ekologických faktorů postihujících foraminifery je teplota globálním, důležitým faktorem pro distribuci foraminiferových faun po planetě Zemi. K tomuto aspektu určitě přispěly i další faktory, jako je například historicko-geologický vývoj území, který ovlivňoval morfologii a tudíž migrační cesty pro jednotlivé druhy (Sen Gupta, 1999).

5.1.5. Stresové ekologické faktory

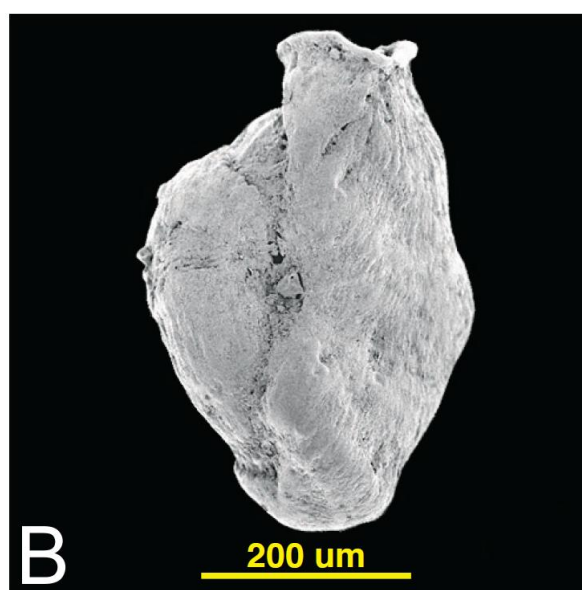
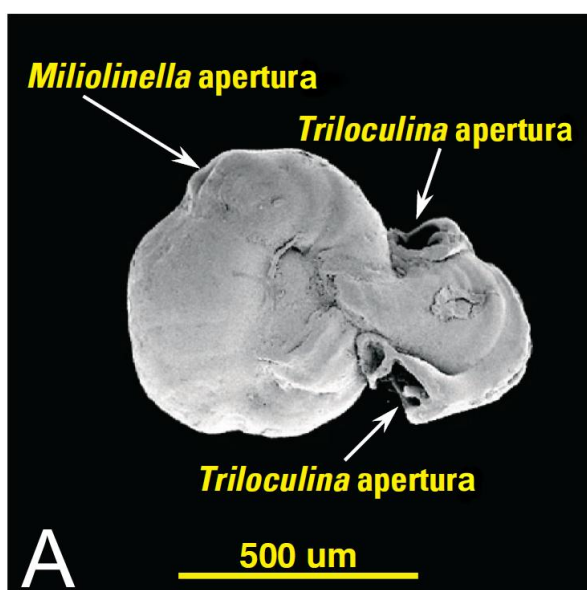
Obsah kyslíku může být stresovým faktorem při jeho nedostatku v prostředí, i když k obsahu kyslíku jsou mnohé foraminifery necitlivé. Například v euxinském typu pánví, kde ve větších hloubkách je redukční prostředí, se kyslík stává rozhodujícím činitelem, při jehož nedostatku dochází ke snížení metabolismu a tím jedinci zakrňují a dorůstají menších velikostí (Pokorný, 1954).

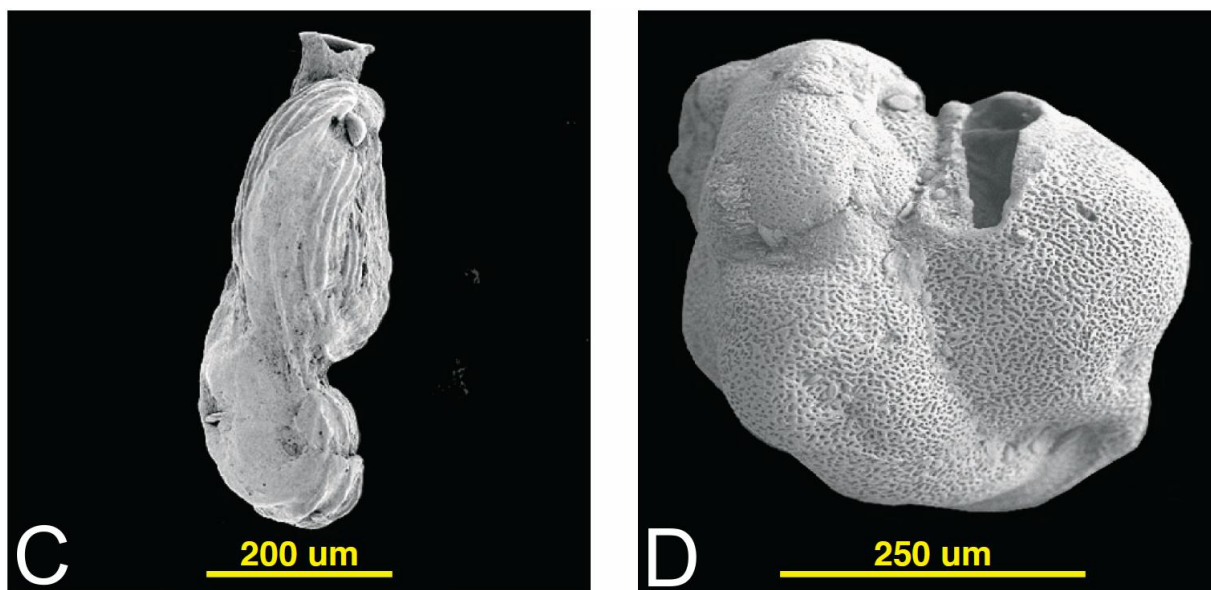
Salinita může být také stresovým faktorem prostředí, a to buď vinou nízké salinity brakického prostředí nebo naopak vysoké salinity v hypersalinních prostředí. Určité druhy jsou schopné tolerovat tato prostředí a nevnímají tyto podmínky jako stresové. Jiné druhy však mohou na tato stresová prostředí reagovat například deformacemi

schránky, ztrátou možnosti reprodukce, zmenšování rozměrů schránky nebo vyhynutím, když stresové podmínky nejsou pro druh už dále únosné (Murray, 2006; Martin, 2000).

Stresová prostředí mohou vytvářet také těžké kovy a jiné polutanty, které se dostávají do vody. Například při analýze sedimentů, polutantů a těžkých kovů v oblasti Biscayne Bay v Everglades ve státě Florida bylo zjištěno, že distribuce těžkých kovů a jiných polutantů je vyšší v oblastech blízko lidských sídel, průmyslové infrastruktury a tras lodní dopravy. Tyto polutanty se nacházejí ve vodě, zároveň se dostávají do sedimentu, kde se hromadí. Právě v těchto nejvíce zasažených zónách byly zjištěny abnormality právě na benthickém foraminiferovém společenstvu, které bylo použito pro identifikaci kvality vody. Bylo vybráno několik specifických skupin, každá typická prostředím, které obývala v rámci tohoto území. Dále se pozorovala četnost výskytu abnormálních jedinců, kteří indikovali stresové prostředí. U jedinců docházelo především k deformaci schránek (obr. 18). Po geochemickém rozboru schránek se ukázalo, že deformovaní jedinci z oblastí, které se ukázaly nakonec jako nejznečištěnější, mají ve schránkách vyšší obsahy těžkých kovů, jako jsou olovo, měď, zinek, chrom a kadmium (Lidz, 2002).

Je tedy vidět, že právě těžké kovy a jiné polutanty při dlouhodobé depozici do prostředí mohou působit stresové podmínky pro společenstva foraminifer.





Obr. 18: Deformace schránky foraminifer rodu *Miliolinella*, *Triloculina* a *Quinqueloculina* při zjišťování kvality vody v oblasti Biscayne bay, Florida. A – *Miliolinella* + *Triloculina*; B – *Quinqueloculina*; C – *Triloculina*; D – *Miliolinella*; (Lidz, 2002).

5.1.6. Paleoekologická morfologická klasifikace foraminifer

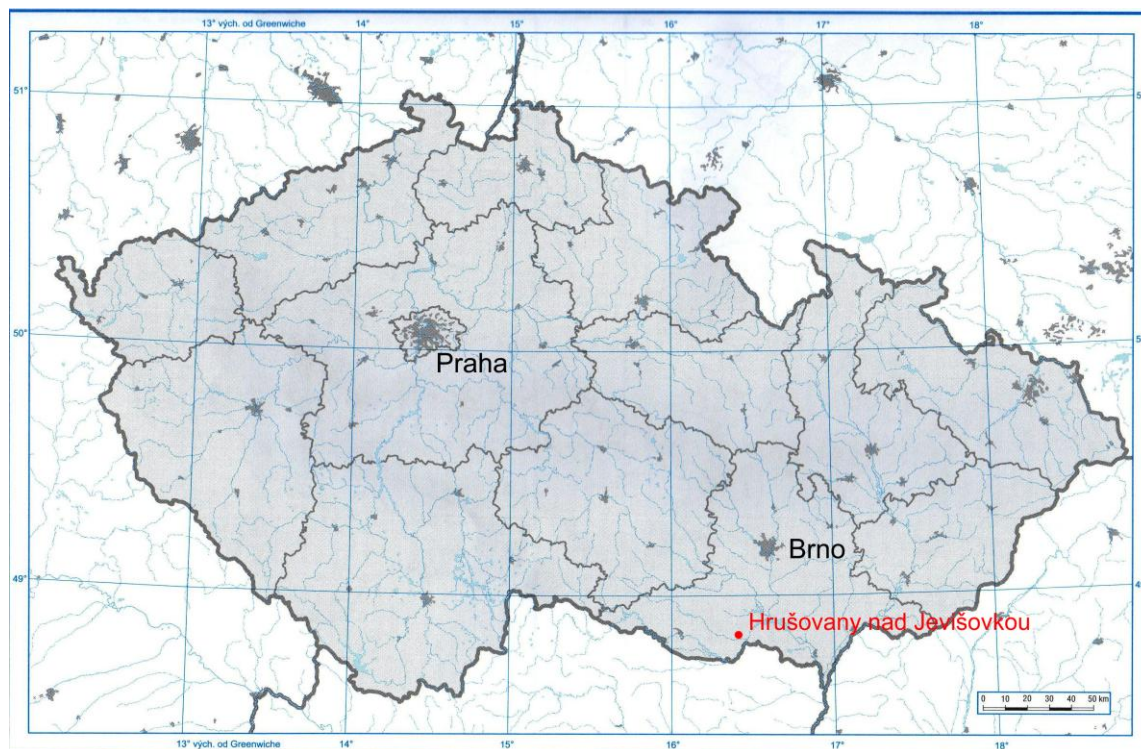
Morfologická analýza schránek foraminifer je používána v paleoekologii hlavně v geologicky starších obdobích jako například v mesozoiku, kde z aktuální ekologie nemůžeme poznatky přenést tak snadno jako v kenozoiku. Mluvíme o takzvaném „morfogrupovém“ konceptu (morphogroup concept); (Jones & Charnock, 1985). Základní myšlenkou je, že morfologie schránek foraminifer (typ ústí, uspořádání komůrek, styl vinutí, existence pórů) přímo souvisí s rozdílným způsobem života a trofickými strategiemi (Corliss, 1985, 1991; Bernhard, 1986; Nagy, 1992; Tyzka, 1994). Při paleoenvironmentálních studiích může být použití morfologických kategorií výhodné ze dvou důvodů: a) morfologický přístup umožňuje spolehlivé srovnání materiálu z odlišných stratigrafických úrovní, protože redukuje efekt taxonomické divergence způsobený biologickou evolucí (Nagy, 1992), b) nejsou potřeba taxonomická určení na úrovni druhů. Důležitou součástí tohoto přístupu je přiřazení morfologické kategorie k jejímu životnímu habitu (epifauna, mělká infauna, hluboká infauna), (Reolid & Nagy, 2008).⁶

⁶ : Postavení odborné komunity k tomuto přístupu je velmi rozdílné. Pro paleoekologické charakteristiky mezozoických společenstev je však jednou z mála možností pro jejich interpretaci.

V praxi to tedy znamená, že na základě určitého „klíče“, založeného na aktuoeologickém pozorování, je přiřazen specifické morfologické stavbě schránky určitý životní habitat. Tuto interpretaci je následně možné přenést do geologické minulosti na druhy foraminifer s podobným morfologickým specifikem schránky.

6. Paleoekologické a biostratigrafické zhodnocení foraminifer z vrtu HR-1 Hrušovany nad Jevišovkou (miocén)

V rámci projektu GAČR 205/09/0103 Mělkovodní ekosystémy středního miocénu Centrální Paratethydy: Sukcese a interakce anorganické a organické složky ekosystémů byl odvrtán vrt HR-1 u obce Hrušovany nad Jevišovkou. Vrt byl litologicky zdokumentován Doc. RNDr. Slavomírem Nehybou, CSc. z Katedry geologie a paleontologie MU v Brně. V rámci bakalářské práce jsem udělal první předběžný mikropaleontologický výzkum dvou vzorků (Vzorek 1 (9,05m); Vzorek 2 (19,6m) ze sedimentárního profilu (obr. 20). Na základě litostratigrafického srovnání studovaná poloha měla náležet spodnímu miocénu (Nehyba, osobní sdělení). Proto předběžný mikropaleontologický výzkum přinesl překvapivé zjištění o novém faciálním vývoji spodního bádenu v karpatské předhlubni.



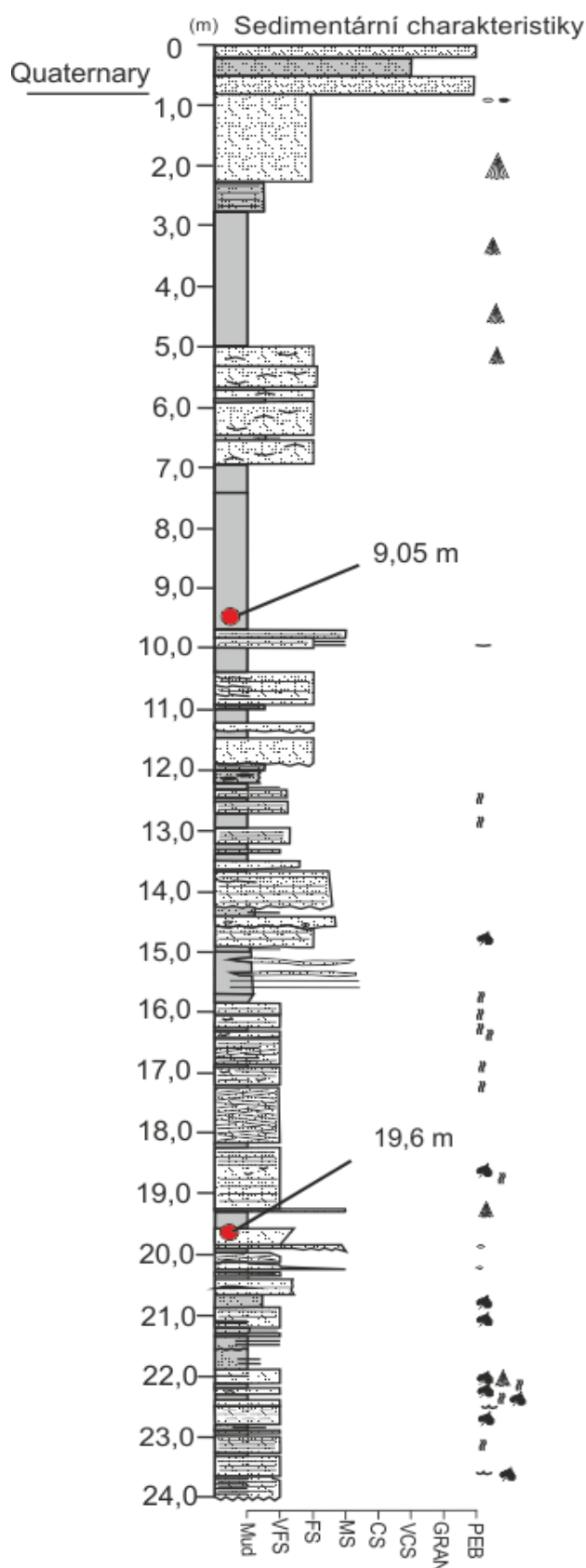
Obr. 19: Lokalizace obce Hrušovany nad Jevišovkou v rámci ČR.

6.1.1. Úvod

Vrt Hrušovany, z kterého byly odebrány zpracované vzorky je situován v JZ části karpatské předhlubně (KP) a jeho věk byl na základě litologického srovnání určen jako spodní miocén (Nehyba, ústní sdělení). Karpatská předhlubeň byla součástí soustavy oligocénních a miocénních epikontinentálních moří nazývaných Centrální Paratetyda. Jednalo se o řetězec mořských bazénů s výraznými oscilacemi paleoekologických parametrů a epizodickou komunikací s okolními oceánskými doménami (Rögl 1998, 1999). V pánvi je výrazná dominance siliciklastické sedimentace (Pálenský a kol., 2010).

6.1.2. Geologická charakteristika - báden v karpatské předhlubni

Od spodního do středního miocénu byla karpatská předhlubeň okrajovou předpolní pánví, která se vyvinula na pasivním okraji českého masívu díky zatížení vrásněním se alpsko-karpatským orogenním pásmem. V tomto období byla tektonicky velice aktivní, což se projevuje výraznou laterální proměnlivostí litofaciálního vývoje (Oszczypko, 1998; Ślaczka & Oszczypko, 2002; Nehyba et al., 2008). Geometrie karpatského i spodnobádenského bazénu byla interpretována na základě prostorového rozmístění jednotlivých litofaciálních typů. Výrazné rozdíly odráží přestavbu pánve mezi svrchním karpatem a spodním bádenem. Původní komprese orientovaná SSZ až SZ směrem změnila svou orientaci na SSV a SV. Nový sedimentační prostor se vytvořil v centrálních částech pánve, kde formoval symetrickou depresi s JJZ – SSV orientací, zatímco její starší a okrajové části byly deformovány a erodovány (Nehyba et al., 2008). I když tektonické pohyby hrály velice důležitou roli ve vývoji pánve, vliv globálních eustatických pohybů nebyl zcela potlačen (Nehyba & Šikula 2007). Pro karpatskou jižní část KP byla charakteristická sedimentace písků s prachovou a jílovou příměsí a šlírů (laaské souvrství), pro báden zase sedimentace vápnitých jílů („tégľů“) s polohami litotamniových vápenců (Pálenský a kol. 2010). Proto mocná poloha pískovců navrtaná vrtem Hrušovany byla považována za karpatskou.



Obr. 20: Sedimentární profil vrtem Hrušovany (Nehyba, zatím nepublikováno). Označeny i s metrží jsou ty části vrtu, ze kterých byly vzorky (Vzorek 1. (9,05m); Vzorek 2. (19,6m)) podrobeny předběžnému mikropaleontologickému výzkumu.

6.1.3. Metodika

Foraminifery byly studovány z frakce 63-2000 μ m po vyplavení vodou z rozdružené horniny. Foraminifery byly vybírány z výplavu pod binokulární lupou (30 x) a jejich morfologie detailně studována skenovacím elektronovým mikroskopem (JEOL JSM-6380LV) na Ústavu geologie a paleontologie PřFUK.

6.1.4. Biostratigrafická interpretace

Následující bioeventy planktonických foraminifer byli použity pro biostratigrafické korelace.

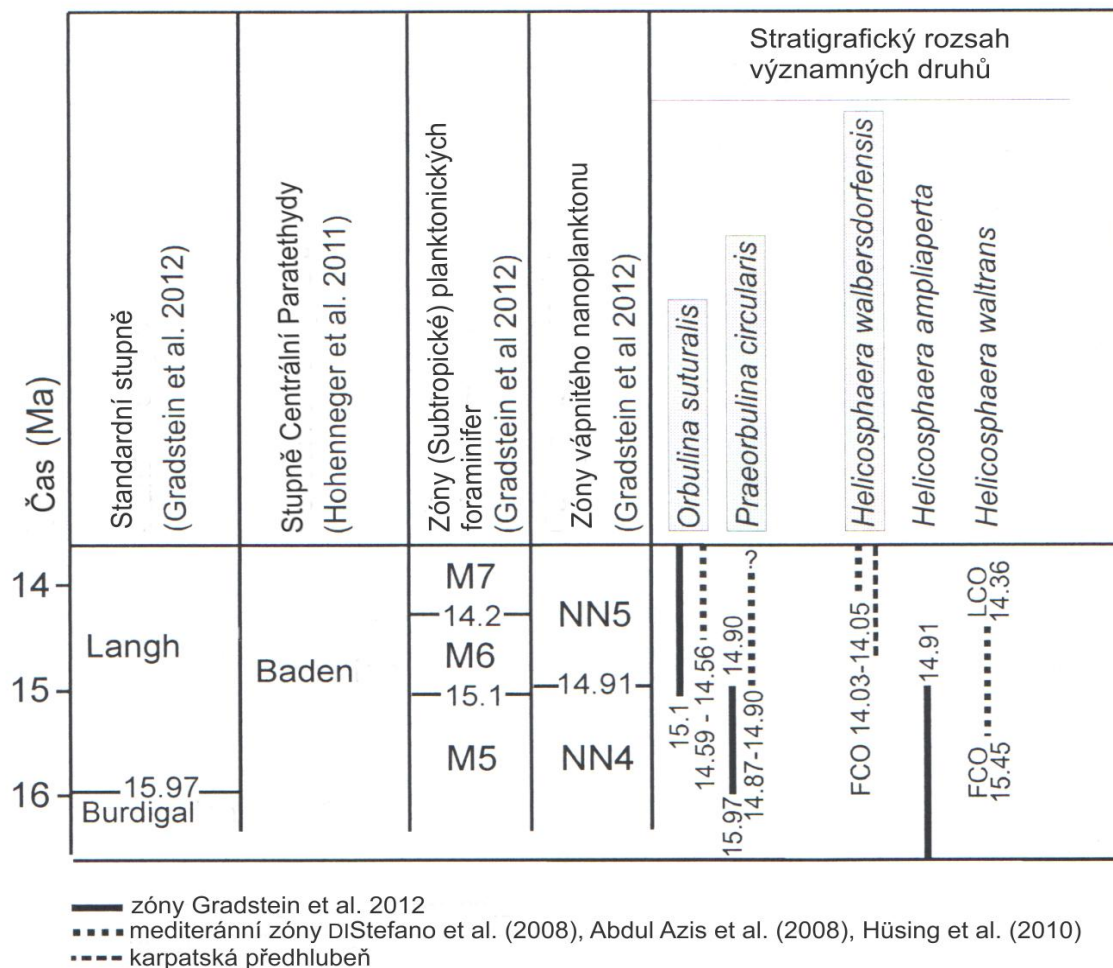
- 1) *Praeorbulina glomerosa circularis* byla zaznamenána ve vzorku 2 (příloha 2, Tab. 2 R1 – R3).
- 2) *Orbulina suturalis* byla zaznamenána ve vzorku 2 souběžně s předchozím bioeventem (příloha 2, Tab. 2 Q1 – Q3).
- 3) *Paragloborotalia mayeri* byla zaznamenána ve vzorku 1 (Příloha 2, Tab. 1 M).

Na základě těchto událostí, stáří polohy vzorku 2 může být korelováno se svrchní částí M5 a spodní částí M6 zóny planktonických foraminifer (Berggren et al., 1995). To souhlasí s korelací na základě vápnitého nanoplanktonu, kde svrchní část zóny NN5 (Martini, 1971) indikuje nepřítomnost druhu *Helicosphaera waltrans* a *H. ampliaperta* a přítomnost *Sphenolithus heteromorphus* a *H. walbersdorfensis* (Holcová, ústní sdělení). Datování těchto událostí se odlišuje v oblasti světových oceánů (Gradstein et al., 2012) a v oblasti Středozemního moře (DiStefano et al., 2008; Abdul Azis et al., 2008; Hüsing et al., 2010). Rozdíly jsou ukázány na obr 21. Díky komunikaci domén Centrální Paratethydy se středozemní oblastí je korelace bioeventů pravděpodobnější právě s oblastí Středozemního moře. Můžeme tedy očekávat stáří v intervalu 14,56 – 14 Ma. Datování stáří bioeventů dle Gradsteina et al. 2012 ukazuje na stáří v intervalu 15,1 – 14,91 Ma.

V souladu s chronostratigrafií Centrální Paratethydy může být zkoumaná poloha korelována se spodním až středním badenem.

Poloha vzorku 1 může být na základě těchto událostí korelována pouze pro její horní hranici. Díky přítomnosti události č. 3 můžeme určit minimální stáří, které může být korelováno se svrchní hranicí foraminiferové zóny M11, definované LAD

Paragloborotalia mayeri (Berggren et al., 1995). Korelace s oblastí Středozemního moře dle (DiStefano et al., 2008; Abdul Azis et al., 2008; Hüsing et al., 2010) ukázala stáří starší 13,4 Ma. Datování stáří dle Gradsteina et al. 2012 ukazuje horní hranici stáří 10,4 Ma. Díky superpozici a datování stáří ve vzorku 2, můžeme interval stáří stanovit na 14,56/14 – 13,4 Ma.



Obr. 21: Stratigrafická tabulka rozsahu jednotlivých biozón (upraveno dle Holcová, 2012).

6.1.5 Diskuze

Stáří vzorku 2 bylo určeno biostratigraficky do přesného intervalu 14,56 – 14 Ma, oproti tomu stáří vzorku 1 bylo určeno na širším intervalu, kde díky superpozici můžeme předpokládat, že poloha je starší než určený vzorek 2 (14,56 – 14 Ma) a zároveň není mladší než 13,4 Ma, díky přítomnosti indexového druhu *Paragloborotalia mayeri* (Příloha 1; 2). Přesný interval stáří vzorku 1 nemůžeme určit, protože ve vzorku 1 byl identifikován pouze jeden indexový druh.

Stáří obou vzorků nekoresponduje s litologicky odhadnutým stářím, které bylo určeno jako spodní miocén (Nehyba, ústní sdělení). Je zřejmé, že část profilu vrtu od polohy vzorku 2 se vyvíjela ve stratigraficky mladším období badenu, oproti předpokladům vývoje ve stratigrafickém období karpátu.

Paleoekologická interpretace ukázala ve vzorku 2 míšení dvou společenstev, a to společenstva mělkovodního a společenstva hlubokovodního (příloha 1; 2). Mírná převaha je u společenstva hlubokovodního, kde se nachází řada eutrofních druhů (*Melonis pompilioides*). Pravděpodobně docházelo ke splavování, redepozici schránek z mělčího prostředí do hlubšího prostředí, směrem k centru pánve.

Vzorek 1 opět ukázal míšení společenstev mělkovodního a hlubokovodního. Opět převládá hlubokovodní společenstvo (příloha 1; 2). Společenstva ve vzorku 1 jsou diversifikovanější, s výskytem ryze eutrofních druhů (*Bulimina*). Společenstvo je početnější oproti společenstvu ve vzorku 2 a zároveň je přítomno velké množství juvenilních stádií. U vzorku 1 je interpretována disoxie při dně bazénu. Projevuje se rozsáhlou pyritizací schránek. Předpokládáme redepozici schránek mělkovodních druhů do hlubší části bazénu.

Sedimentologicky se vzorek 2 nachází v poloze pískovce (pravděpodobně bouřkové sedimenty; Nehyba, ústní sdělení), oproti tomu vzorek 1 se nachází v poloze prachovce, bohatého organickou hmotou.

Na základě těchto výsledků můžeme charakterizovat paleoprostředí. Dle přítomnosti bouřkových sedimentů je předpokládána hloubka bazénu v dosahu bouřkového vlnění (30 – 200 m), což odpovídá hlubšímu šelfu. Dle batymetrických údajů (Murray, 2006; Hohenegger, 1995) nalezené foraminifery náleží dvěma skupinám: mělkovodní s hloubkou maximálně do 100m (*Ammonia*, *Elphidium*, *Quinqueloculina*, *Cycloforina*) a hlubokovodní (*Melonis*, *Pullenia*, *Praeglobobulimina*, *Vaginulinopsis*, *Lenticulina*, *Valvulineria*). Hlubokovodnější druhy jsou zároveň eutrofní a tolerují sníženou hladinu kyslíku (Murray, 2006; Báldi, 2006). Předpokládáme transport mělkovodních druhů do hlubšího prostředí se sníženým obsahem kyslíku. Na základě sledů sedimentů a charakteru foraminiferových společenstev můžeme předpokládat, že prostředí bylo čas od času postiženo meteorologickými atmosférickými jevy, patrně se jednalo o ekvivalenty hurikánů, cyklónů. Takovéto výkyvy počasí (semiaridní období střídané obdobími s přívalovými srážkami) v období těsně po MMCO (středně miocéní klimatické optimum; mladší než 15 Ma) odpovídají věku studovaných sedimentů.

Harzhauser et al. 2010 předpokládá na základě izotopického studia stabilních izotopů kyslíku a uhlíku u schránek dlouhověkých ústřic období intenzivních srážek, které jsou reflektovány velkým přínosem vody z kontinentu. Přívalové srážky způsobovaly eutrofizaci mořského paleoprostředí přínosem materiálu splaveného z pevniny a tím nastalo zvýšení potravní nabídky. Na tyto podmínky reagovala foraminiferová společenstva, což se projevilo jak na jejich charakteru (diversifikace, přítomnost r-strategů, množství juvenilních stádií), tak poté následnou disoxií při dně bazénu (Murray, 2006). Tyto disoxické, až částečně anoxické podmínky byly způsobeny nadměrnou produkcí organické hmoty. Ekvivalenty těchto událostí můžeme sledovat v současnosti například v oblasti Floridy (Martin, 2000).

7. Závěr

V kompilační části práce jsou shrnuty základní poznatky o systematickém zařazení foraminifer, fylogenezi a vývoji této problematiky. Dále práce nabídla stručný přehled biologie foraminifer, včetně popisu jejich životního cyklu. Představena byla morfologická charakteristika schránky, důležitá pro systematické zařazení. Popsány byly též základní ekologické nároky jednotlivých skupin a další faktory jejich životního prostředí.

Vlastní výzkum ukázal praktické využití foraminifer pro biostratigrafii a paleoekologickou interpretaci. Toto využití bylo ilustrováno na předběžném mikropaleontologickém výzkumu vrtu HR – 1 u obce Hrušovany pod Jevišovkou. Prezentován byl úvod a geologická charakteristika oblasti Centrální Paratethydy, v níž je vrt situován. Na základě vybraných indexových druhů *Orbulina suturalis*, *Praeorbulina glomerosa circularis* a *Paragloborotalia mayeri* bylo korelováno stáří vrtu s biozónami planktonických foraminifer. Stáří v rozpětí 14,56 – 14 Ma pro vzorek 2 a stáří 14,56/14 – 13,4 Ma pro vzorek 1 ukázalo, že toto stáří (baden), určené právě pomocí biostratigrafie nekoresponduje se stářím určeným dle litologického srovnání (karpat). Dále na základě charakteru společenstev foraminifer a litologické interpretace vrtu bylo rekonstruováno paleoprostředí hlubšího šelfu ovlivněné přívalovými srážkami v dané oblasti

8. Použité zdroje literatury

Adl, S. M., Simpson, A. G. B., Farmer, M. A., Andersen, R. A., Anderson, O. R., Barta, J. R., Bowser, S. S., Brugerolle, G., Fensome, R. A., Fredericq, S., James, T. Y., Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, C. E., Lewis, L. A., Lodge, J., Lynn, D. H., Mann, D. G., Mccourt, R. M., Mendoza, L., Moestrup, O., Mozley-Standridge, S. E., Nerad, T. A., Shearer, C. A., Smirnov, A.V., Spiegel, F. W. & Taylor, M. F. J. R. (2005) The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 52:399–451.

Adl S. M., Simpson A. G. B., Lane C. E., Lukes J., Bass D., Bowser S. S., Brown M. W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., Le Gall L., Lynn D. H., Mcmanus H., Mitchell E. A. D., Mozley-Stamridge S. E., Parfrey L. W., Pawlovski J., Rueckert S., Shadwick L., Schoch C. L., Smirnov A. & Spiegel F. W. (2012) The Revised Classification of Eukaryotes . *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59(5), pp. 429–493.

Allen, R.D. (1964) Cytoplasmic streaming and locomotion in marine Foraminifera, in *Primitive Motile Systems in Cell Biology*, (eds R.D. Allen & N. Kamiya), Academic Press, New York, pp. 407–32.

Anderson, O.R. & Bé, A.W.H. (1976) A cytochemical fine structure study of phagotrophy in a planktonic foraminifer, *Hastigerina pelagica* (d'Orbigny). *Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory, Woods Hole*, 151, 437–49.

Arnold, Z.M. (1954) Variation and isomorphism in *Allogromia laticollaris*: A clue to Foraminiferal evolution. *Contributions from the Cushman Foundation for Foraminiferal Research*, 5, 78–87.

Arnold, Z.M. (1955) Life history and cytology of the Foraminiferan *Allogromia laticollaris*. *University of California Publications in Zoology*, 61, 167–252.

Arnold, Z.M. (1964) Biological observations on the foraminifer *Spiroloculina hyalina* Schulze. *University of California Publications in Zoology*, 72, 1–93.

Banner FT, Lowry FMD (1985) The stratigraphical record of planktonic foraminifera and its evolutionary implications. *Spec. Pap. Paleontol.* 33:117–130.

Báldi, K. (2006) Paleooceanography and climate of the Badenian (Middle Miocene, 16.4–13.0 Ma) in the Central Paratethys based on foraminifera and stable isotope ($\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$) evidence, *Int. J. Earth Sci. (Geol. Rundsch)*, 95, 119–142. Springer Berlin Heidelberg.

Bé, A.W.H. (1968) Shell porosity of Recent planktonic foraminifera as a climatic index. *Science*, 161, 881–4.

Bé, A.W.H. (1982) Biology of planktonic foraminifera, in *Foraminifera – Notes for a Short Course*, (ed T. W. Broadhead), University of Tennessee Studies in Geology, Knoxville, TN, pp. 51–89.

Bé, A.W.H. & Hutson, W.H. (1977) Ecology of planktonic foraminifera and biogeographic patterns of life and fossil

assemblages in the Indian Ocean. *Micropaleontology*, 23, 369–414.

Bé, A.W.H., Spero, H.J. & Anderson, O.R. (1982) Effects of symbiont elimination and reinfection on the life processes of the planktonic foraminifer *Globigerinoides sacculifer*. *Marine Biology*, 70, 73–86.

Bé, A.W.H. & Tolderund, D.S. (1971) Distribution and ecology of living planktonic foraminifera in surface waters of the Atlantic and Indian Oceans, in *The Micropalaeontology of Oceans*, (eds B.M. Funnell & W.R. Riedel), Cambridge University Press, Cambridge, U.K., pp. 105–149.

Berggren, W.A., Kent, D.V., Swisher III., C.C. & Aubry, M.-P. (1995). A revised cenozoic geochronology and chronostratigraphy, 129–212. In: Berggren, W.A., Kent, D.V., Hardenbol, J. (eds) *Geochronology, Time scale and Global stratigraphic correlations: A unified temporal framework for an historical geology*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication 54.

Bernhard, J.M. (1986) Characteristic assemblages and morphologies of benthic foraminifera from anoxic, organic-rich deposits: Jurassic through Holocene. *Journal of Foraminiferal Research*, 16, 207–15.

Bernhard, J.M. (1996) Microaerophilic and facultative anaerobic benthic foraminifera: A review of experimental and ultrastructural evidence. *Revue de Paléobiologie*, 15, 261–75.

Bernhard, J.M. & Bowser, S.S. (1992) Bacterial biofilms as a trophic resource for certain benthic foraminifera. *Marine Ecology Progress Series*, 83, 263–72.

Boersma, A. (1998) Foraminifera. In: Boersma, A., & Haq, B.U. (ed.), *Introduction to marine micropaleontology*. Elsevier, New York, 19 – 77.

Bolli HM (1986) Evolutionary trends in Planktic Foraminifera from early cretaceous to recent, with a special emphasis on selected tertiary lineages. *Soc. Nat. Elf Aquitaine BCREDP* 10:555–577.

Boli, H. M.; Saunders, J. B. & Perch-Nielsen, K. (1989) *Plankton Stratigraphy*. Cambridge: University Press.

Boltovskoy, E. (1976) Distribution of Recent foraminifera of the South American region, in *Foraminifera*, v. 2, (eds R.H. Hedley & G.C. Adams), Academic Press, pp. 171–236.

Bowser, S.S., Alexander, S.P., Stockton, W.L. & DeLaca, T.E. (1992) Extracellular matrix augments mechanical properties of pseudopodia in the carnivorous foraminiferan *Astrammmina rara*: Role in prey capture. *Journal of Protozoology*, 39, 724–32.

Brinkhuis, H. & Zachariasse, W.J., (1988) Dinoflagellate cysts, sea level changes and planktonic foraminifers across the K/T boundary at El Haria, Northwest Tunisia. *Marine Micropaleontology*, 13: 153-191.

Brzobohaty, Rostislav, Ivan Cicha, Michal Kovac a Fred Rogl, (2003) *The Karpatian - a Lower Miocene Stage of the Central Paratethys*. 1. vyd. Brno: Masarykova Univerzita v Brně, 360 s..

Buchanan, J.B. & Hedley, R.H. (1960) A contribution to the biology of *Astrammmina limicola* (Foraminifera). *Journal of the Marine Biological Association, U.K.*, 39, 549–60.

- Cicha, I., Rogl, F., Rupp, C. & Čtyrka, J. (eds) (1998) Oligocene–Miocene Foraminifera of the Central Paratethys. 325 pp. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main.
- Colomban de Vargas, Louisette Zaninetti, Heinz Hilbrecht, Jan Pawlowski (1997), *J Mol Evol* 45:285–294.
- Corliss, B.H. (1985) Microhabitats of benthic foraminifera within deep-sea sediments. *Nature*, 314, 435–8.
- Corliss, B.H. (1991) Morphology and microhabitat preferences of benthic foraminifera from the northwest Atlantic Ocean. *Marine Micropaleontology*, 17, 195–236.
- DeLaca, T.E. (1982) Use of dissolved amino acids by the foraminifer *Notodendrodes antarctikos*. *American Zoologist*, 22, 683–90.
- DeLaca, T.E., Karl, D.M. & Lipps, J.H. (1981) Direct use of dissolved organic carbon by agglutinated Foraminifera. *Nature*, 289, 287–9.
- Dettmering, C., Röttger, R., Hohenegger, J. & Schmaljohann, R. (1998) The trimorphic life cycle in foraminifera: Observations from culture allow new evaluations. *European Journal of Protistology*, 34, 363–8.
- Di Stefano A., Foresi L.M., Lirer F., Iaccarino S.M., Turco E., Amore F.O., Morabito S., Salvatorini G., Mazzei R., Abdul Aziz H., (2008) Calcareous plankton high resolution bio-magnetostratigraphy for the Langhian of the Mediterranean area. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 114, 51–76.
- Duguay, L.E. (1983) Comparative laboratory and field studies on calcification and carbon fixation in foraminiferal-algal associations. *Journal of Foraminiferal Research*, 13, 252–61.
- Goldstein, S.T. (1997) Gametogenesis and the antiquity of reproductive pattern in the Foraminifera. *Journal of Foraminiferal Research*, 21, 319–28.
- Goldstein, S.T. & Corliss, B.H. (1994) Deposit feeding in selected deep-sea and shallow-water benthic foraminifera. *Deep-Sea Research*, 41, 229–41.
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M.D., & Ogg, G.M., (2012) The geologic time scale 2012: Elsevier, 2 volumes, 1144 p.
- Grell, K.G. (1973) *Protozoology*, Springer-Verlag, Berlin.
- Groussin, M., Pawlowski, J. & Yang, Z. (2011) Bayesian relaxed molecular clock analysis of divergence times: implications for the speciation timing in Foraminifera. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 61:157–166.
- Hallock, P., Röttger, R. & Wetmore, K. (1991b) Hypotheses on form and function in foraminifera, in *Biology of Foraminifera*, (eds J.J. Lee & O.R. Anderson), Academic Press, New York, pp.41–72.
- Harzhauser, M, Piller, W. E., Mulleger, S., Grunert, P., Mischeels, A. (2010) Changing seasonality patterns in Central Europe from Miocene Climate Optimum to Miocene Climate Transition deduced from the *Crassostrea* isotope archive, *Glob. Planet. Change*.
- Heeger, T. (1990) Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Ernährungsbiologie benthischer Foraminiferen. *Berichte aus*

dem Sonderforschungsbereich, 313, 1–139.

Hofker, J. (1927) The Foraminifera of the Siboga Expedition, *Siboga Expedition Monographs*, 4, 78–104.

Hohenegger, J. (2005) Estimation of environmental paleogradient values based on presence/absence data: a case study using benthic foraminifera for paleodepth estimation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 217, 115–130.

Holcová, K. & Demeny, A. (2012) The oxygen and carbon isotopic composition of foraminiferal tests like paleoecological proxy in the marginal part of the epicontinental sea (example from the early Badenian (=Langhian) of the Central Paratethys). *Geologica carpathica* 63, 2, 121–137.

Jepps, M.W. (1942) Studies on *Polystomella* Lamarck (Foraminifera). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 25, 607–66.

Jones, R.W. & Charnock, M.A. (1985) 'Morphogroups' of agglutinating foraminifera, their life positions and feeding habits and potential applicability in (paleo)- ecological studies. *Revue de Paléobiologie*, 4, 311–20.

Jorgensen, B.B., Erez, J., Revsbech, N.P. & Cohen, Y. (1985) Symbiotic photosynthesis in a planktonic Foraminiferan, *Globigerinoides sacculifer* (Brady), studied with microelectrodes. *Limnology and Oceanography*, 30, 1253–67.

Jorissen, F.J., De Stigter, H.C. & Widmark, J.G.V. (1995) A conceptual model explaining benthic foraminiferal

microhabitats, *Marine Micropaleontology*, 26, 3–15.

Le Calvez, J. (1947) *Entosolenia marginata*, foraminifère apogamique ectoparasite d'un autre foraminifère *Discorbis vilardeboanus*. *L'Académie des Sciences Paris, Comptes Rendus*, 224, 1448–50.

Le Calvez, J. (1950) Recherches sur les Foraminifères. 2. Place de la méiose et sexualité. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 87, 211–43.

Lee, J.J. (1980) Nutrition and physiology of the foraminifera, in *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, v. 3, (eds M. Levandowsky & S.H. Hutner), Academic Press, New York, pp. 43–66.

Lee, J.J. & Anderson, O.R. (1991a) Symbiosis in Foraminifera, in *Biology of Foraminifera*, (eds J.J. Lee & O.R. Anderson), Academic Press, London, pp. 157–220.

Lee, J.J., Faber, W.W., Anderson, O.R. & Pawlowski, J. (1991b) Life cycles of Foraminifera, in *Biology of the Foraminifera*, (eds J.J. Lee & O.R. Anderson), Academic Press, London, pp. 285–334.

Lee, J.J., Lanners, E. & ter Kuile, B. (1988) Retention of chloroplasts by the foraminifer *Elphidium crispum*. *Symbiosis*, 5, 45–60.

Lee, J.J., McEnery, M., Pierce, S. (1966) Tracer experiments in feeding littoral foraminifera. *Journal of Protozoology*, 13, 659–70.

Leutenegger, S. (1984) Symbiosis in benthic Foraminifera: Specificity and host adaptations. *Journal of Foraminiferal Research*, 14, 16–35.

- Lidz, B.H., (2002) Chemical pollutants and toxic effects on benthic organisms, Biscayne Bay: A pilot study preceding Florida Everglades restoration: U.S. Geological Survey Open-File Report 02-308, 4 p.
- Lipps, J.H. (1983) Biotic interactions in benthic foraminifera, in *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*, (eds M.J.J. Tevez & P.L. McCall), Plenum, New York. pp. 331–76.
- Lister, J.J. (1895) Contributions to the life history of the Foraminifera. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 186, 401–53.
- Lister, J.J. (1903) The Foraminifera, in *A Treatise on Zoology*, (ed E.R. Lankester). Adam and Charles Black, London, pp. 47–149.
- Loeblich, A. R. & Tappan, H. (1988) *Foraminiferal Genera and their Classification*. Vols. 1–2. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Loeblich, A.R. & Tappan, H. (1992) Present status of foraminiferal classification, in *Studies in Benthic Foraminifera*, (eds Y. Takayanagi & T. Saito), *Proceedings of the Fourth International Symposium on Benthic Foraminifera, Sendai, 1990 (Benthos '90)*. Tokai University Press, Tokyo, Japan, pp. 93–102.
- Lopez, R. (1979) Algal chloroplasts in the protoplasm of three species of benthic Foraminifera: Taxonomic affinity, viability and persistence. *Marine Biology*, 53, 201–11.
- Malmgren, B. A. & Berggren, W. A. (1987) Evolutionary changes in some Late Neogene planktonic foraminiferal lineages and their relationships to palaeoceanographic changes. *Paleoceanography*, 2, 445±456.
- Martin, R. E. (2000) *Environmental Micropaleontology*. Kluwer academic publishers, New York, USA. 481 p.
- Martini, E. (1971) Standard Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton zonation. Proceeding of 2nd Planktonic Conference, Roma 1970, 739–785.
- Murray, J.W. (1991) *Ecology and paleoecology of benthic Foraminifera*. 397 pp. Longman Scientific and Technical, London.
- Murray, J.W. (2006) *Ecology and applications of Benthic foraminifera*. 422 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Myers, E.H. (1940) Observations on the origin and fate of flagellated gametes in multiple tests of *Discorbis* (Foraminifera). *Journal of the Marine Biological Association, U.K.*, 24, 201–26.
- Nehyba, S. & Šikula, J. (2007) Depositional architecture, sequence stratigraphy and geodynamic development of the Carpathian Foredeep (Czech Republic). *Geologica Carpathica* 58, 53-69.
- Nehyba, S., Doláková, N., Hladilová, Š. & Petrová, P. (2008) Carpathian Foredeep - western part (Czech Republic), 1081-1083. In McCann, T. (ed) *The Geology of Central Europe, Vol. 2. Paleogene and Neogene*. The Geological Society, London.
- Nagy, J. (1992) Environmental significance of foraminiferal morphogroups in Jurassic North Sea

deltas. *Palaeogeography, Palaeoecology, Palaeoclimatology* 95: 111–134.

Nyholm, K. G. (1957) Orientation and binding power of Recent monothalamous Foraminifera in soft sediments. *Micropaleontology*, 3, 75–6.

Papp, A., Cicha, I., Seneš, J. & Steininger, F. (1978) M-4 Badenien (Moravien, Wielicien, Kosovien). Chronostratigraphie und Neostatotypen. Miozän der Zentralen Paratethys VI, 594 pp. VEDA, Bratislava.

Pálenský, P. Adámek, J. Brzobohatý, R. Hladilová, Š. Jurková, Z. Krásný, J. Krejčí, O. Pešek, J. Šikula, J. Švábenická, L. Tomanová Petrová, P. (2010) Karpatská předhlubeň a neogén v jejím okolí. In: Pešek, J. (ed.): Terciární pánve a ložiska hnědého uhlí České republiky, 301–311, Česká geologická služba Praha.

Pawlowski, J., Holzmann, M., Berney, C., Fahrni, J., Gooday, A.J., Cedhagen, T., Habura, A., & Bowser, S.S., (2003) The evolution of early Foraminifera: National Academy of Sciences Proceedings, v. 100, p. 11494–11498.

Pokorný, V. (1954) Základy zoologické mikropaleontologie. Nakl. ČSAV, Praha, 650 s.

Reolid, M., Rodríguez-Tovar, F.J., Nagy, J., Olóriz, F., (2008) Benthic foraminiferal morphogroups of mid to outer shelf environments of the Late Jurassic (Prebetic Zone, Southern Spain): Characterization of biofacies and environmental significance. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 261, 280–299.

Rögl, F. (1998). Paleogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys seaways (Oligocene to Miocene). *Annalen des Naturhistorische Museum in Wien* 99A: 279–310.

Rögl, F. (1999) Mediterranean and Paratethys. facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview). *Geologica Carpathica* 50, 339–349.

Röttger, R., Dettmering, C., Krüger, R. (1998) Gametes in nummulitids (Foraminifera). *Journal of Foraminiferal Research*, 28 (4) , 345–8.

Schaudinn, F. (1895) Über den Dimorphismus bei Foraminiferen. *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin*, 5, 87–97.

Scott, G.H. (1972) Biometry of the foraminiferal shell, in *Foraminifera*, v. 1, (eds R.H. Hedley & C.G. Adams), Academic press, London, pp. 55–153.

Sen Gupta, B. K. (1999) Modern Foraminifera. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Simmons, M.D., BouDagher-Fadel, M.K., Banner, F.T. & Whittaker, J.E. (1997) The Jurassic Favosellacea, the earliest Globigerinina, in *The Early Evolutionary History of Planktonic Foraminifera*, (eds M.K. BouDagher-Fadel, F.T. Banner & J.E. Whittaker), Chapman & Hall, London, pp. 17–30.

Oszczypko, N. (1998) The Western Carpathian Foredeep - Development of the Foreland Basin in Front of the Accretionary Wedge and its Burial History (Poland). *Geologica Carpathica*. 49, 415–431.

Ślaczka, A. & Oszczytko, N. (2002) Paleogeography of the Badenian Salt Basin (Carpathian Foredeep, Poland and Ukraine). *Geologia Carpathica* 53, 17-19.

Travis, J.L. & Bowser, S.S. (1991) The motility of Foraminifera, in *Biology of the Foraminifera*, (eds J.J. Lee & O.R. Anderson), Academic Press, London, pp. 91–155.

Tyszká, J. (1994) Response of Middle Jurassic benthic foraminiferal morpho-groups to dysoxic/anoxic conditions in the Pieniny Klippen Basin, Polish Carpathians. *Palaeogeography, Palaeoecology, Palaeoclimatology* 110:55–81.

Ujiié Y., Kimoto, K., Pawlowski, J., (2008) Molecular evidence for an independent origin of modern triserial

planktonic foraminifera from benthic ancestors. *Mar. Micropaleontol.* 69, 334–340.

Wei, K.Y. & Kennett, J.P. (1986) Taxonomic evolution of Neogene planktonic foraminifera and paleoceanographic relations. *Paleoceanography*, 1 (1) , 67–84.

Welnhöfer, E.A. & Travis, J.L. (1996) *In vivo* mikrotubule dynamics during experimentally induced conversions between tubulin assembly states in *Allogromia laticollaris*. *Cell Motility and the Cytoskeleton*, 34, 81–9.

Wernli R (1988) Les protoglobigérines (foraminifères) du Toarcien et de l'Aalénien du Domuz Dag (Taurus Occidental, Turquie). *Eclogae geol. Helv.* 81:661–668.

Internetové zdroje:

http://eforams.org/index.php/Main_Page

<http://ethomas.web.wesleyan.edu/BFhandout.htm>

<http://www.marinespecies.org>

<http://skepticwonder.fieldofscience.com>

<http://scienceblogs.com>

<http://www.bowserlab.org>

<http://starcentral.mbl.edu>

Příloha 1

Přítomné druhy: Vzorek 1 (9,05m)

<i>Ammonia viennensis</i> (D'Orbigny)
<i>Asterigerinata planorbis</i> (D'Orbigny)
<i>Bolivina dilata dilata</i> Reuss
<i>Bulimina elongata elongata</i> D'Orbigny
<i>Bulimina elongata longa</i> (Venglinskyi)
<i>Ceratocancris haueri</i> (D'Orbigny)
<i>Cibicidoides</i> sp.
<i>Cycloforina contorta</i> (D'Orbigny)
<i>Elphidium ortenburgense</i> (Egger)
<i>Favulina hexagona</i> (Williamson)
<i>Glabratella</i> sp.
<i>Globigerina bulloides</i> D'Orbigny
<i>Globigerina concinna</i> Reuss
<i>Globigerina praebulloides</i> Blow
<i>Globigerinoides trilobus</i> (Reuss)
<i>Globorotalia peripheroronda</i> Blow & Banner
<i>Globorotalia transsylvanica</i> Popescu
<i>Globulina gibba</i> D'Orbigny
<i>Hanzawaia boueana</i> (D'Orbigny)
<i>Heterolepa dutemplei</i> (D'Orbigny)
<i>Melonis pompilioides</i> (Fichtel & Moll)
<i>Nonion commune</i> (D'Orbigny)
<i>Pappina primitiformis</i> (Papp & Turnovsky)
<i>Paragloborotalia acrostoma</i> (Wezel)
<i>Paragloborotalia mayeri</i> (Cushman & Ellisor)
<i>Praeglobobulimina pupoides</i> (D'Orbigny)
<i>Praeglobobulimina pyrula</i> (D'Orbigny)
<i>Pullenia bulloides</i> (D'Orbigny)
<i>Quinqueloculina</i> sp.
<i>Tenuitella</i> sp.
<i>Textularia gramen gramen</i> D'Orbigny
<i>Uvigerina acuminata</i> Hosijs
<i>Valvulineria complanata</i> (D'Orbigny)

Příloha 1

Přítomné druhy: Vzorek 2 (19,6m)

<i>Amphimorphina haueriana</i> Neugeboren
<i>Articulina</i> sp.
<i>Asterigerinata planorbis</i> (D'Orbigny)
<i>Bolivina dilata dilata</i> Reuss
<i>Bolivina</i> sp.
<i>Bulimina striata striata</i> D'Orbigny
<i>Bulimina subulata</i> Cushman & Parker
<i>Cycloforina</i> sp.
<i>Elphidium ortenburgense</i> (Egger)
<i>Favulina hexagona</i> (Williamson)
<i>Fursenkoina acuta</i> (D'Orbigny)
<i>Globigerina bulloides</i> D'Orbigny
<i>Globigerina concinna</i> Reuss
<i>Globigerina diplostoma</i> Reuss
<i>Globigerina praebulloides</i> Blow
<i>Globigerinella regularis</i> (D'Orbigny)
<i>Globigerinoides quadrilobatus</i> (D'Orbigny)
<i>Globigerinoides trilobus</i> (Reuss)
<i>Globigerinoides</i> sp.
<i>Globorotalia peripheroronda</i> Blow & Banner
<i>Globorotalia transsylvanica</i> Popescu
<i>Globorotalia</i> cf. <i>transsylvanica</i> Popescu
<i>Globoturborotalia woodi</i> (Jenkins)
<i>Lagena striata</i> (D'Orbigny)
<i>Lenticulina</i> cf. <i>echinata</i> (Soldani)
<i>Melonis pompilioides</i> (Fichtel & Moll)
<i>Nodosaria hispida</i> (Soldani)
<i>Nodosaria</i> sp.
<i>Nonion commune</i> (D'Orbigny)
<i>Orbulina suturalis</i> Bronnimann
<i>Praeorbulina glomerata circularis</i> (Blow)
<i>Pullenia bulloides</i> (D'Orbigny)
<i>Stilostomella adolphina</i> (D'Orbigny)
<i>Textularia gramen gramen</i> D'Orbigny
<i>Vaginulinopsis pedum</i> (D'Orbigny)
<i>Vaginulinopsis</i> sp.

Příloha 2

Tabule 1.

Druhy přítomné ve vzorku 1 (9,05m); Měřítko 50µm:

A1 – A3 – *Ammonia viennensis* (D'Orbigny)

B1 – B2 – *Bolivina dilata dilata* Reuss

C1 – C2 – *Bulimina elongata elongata* D'Orbigny

D1 – D2 – *Ceratocancris haueri* (D'Orbigny)

E1 – E2 – *Elphidium ortenburgense* (Egger)

F – *Globigerina praebulloides* Blow

G – *Globigerinoides trilobus* (Reuss)

H – *Globorotalia peripheroronda* Blow & Banner

I – *Heterolepa dutemplei* (D'Orbigny)

J – *Melonis pompilioides* (Fichtel & Moll)

K – *Nonion commune* (D'Orbigny)

L – *Pappina primitiformis* (Papp & Turnovsky)

M – *Paragloborotalia mayeri* (Cushman & Ellisor)

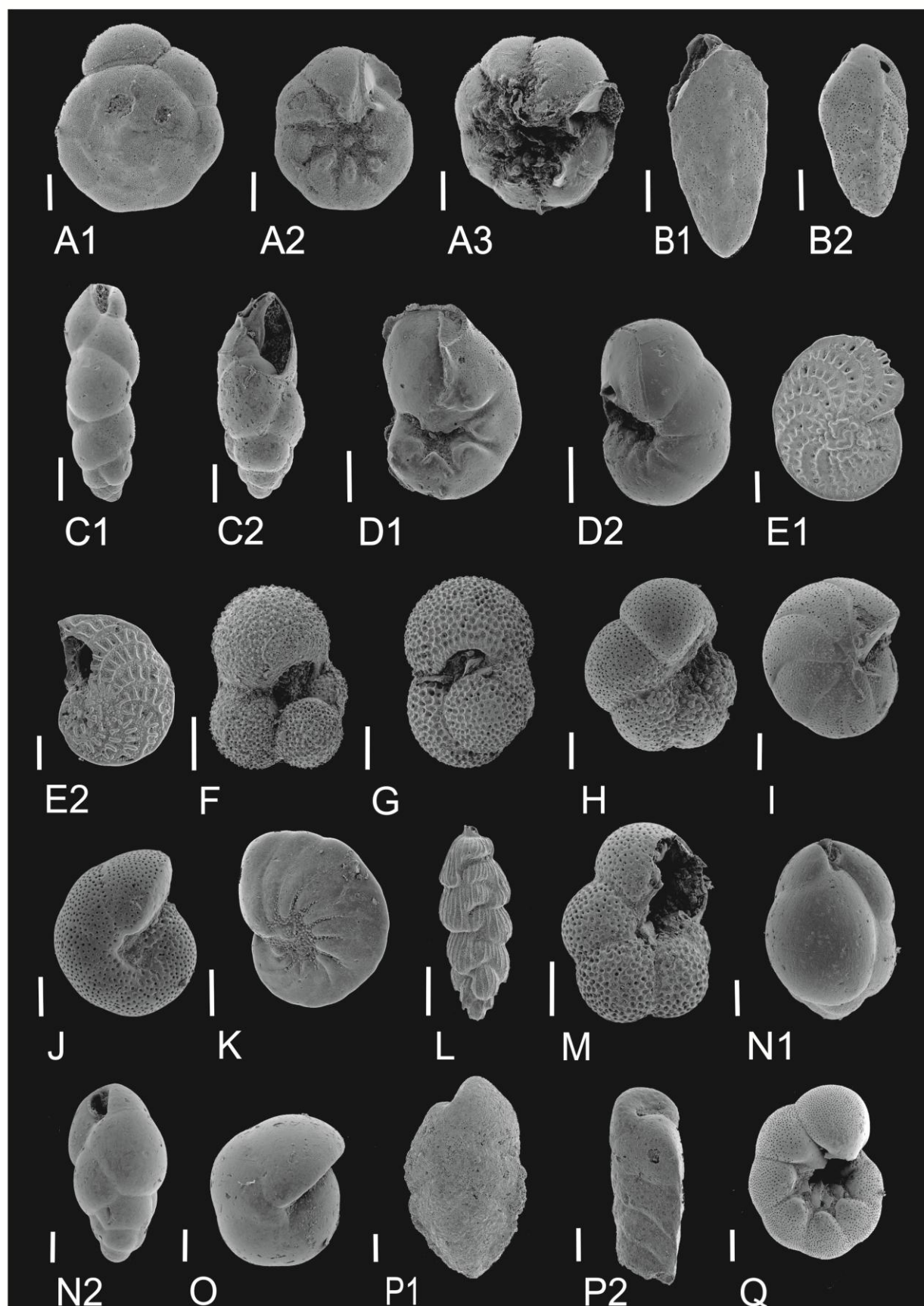
N1 – N2 – *Praeglobobulimina pupoides* (D'Orbigny)

O – *Pullenia bulloides* (D'Orbigny)

P1 – P2 – *Textularia gramen gramen* D'Orbigny

Q – *Valvulineria complanata* (D'Orbigny)

Tabule 1.



Příloha 2

Tabule 2.

Druhy přítomné ve vzorku 2 (19,6m); Měřítka 50µm:

A – *Bolivina* sp.

B – *Bulimina striata striata* D'Orbigny

C – *Bulimina subulata* Cushman & Parker

D – *Cycloforina* sp.

E – *Favulina hexagona* (Williamson)

F1 – F2 – *Globigerina bulloides* D'Orbigny

G – *Globigerina concinna* Reuss

H1 – H2 – *Globigerina diplostoma* Reuss

I – *Globigerina praebulloides* Blow

J – *Globgerinella regularis* (D'Orbigny)

K – *Globigerinoides quadrilobatus* (D'Orbigny)

L – *Globorotalia peripheroronda* Blow & Banner

M1 – M3 – *Globorotalia transsylvanica* Popescu

N – *Globoturborotalia woodi* (Jenkins)

O – *Lagena striata* (D'Orbigny)

P – *Lenticulina* cf. *echinata* (Soldani)

Q1 – Q3 – *Orbulina suturalis* Bronnimann

R1 – R3 – *Praeorbulina glomerata circularis* (Blow)

S – *Stilostomella adolphina* (D'Orbigny)

T – *Vaginulinopsis pedum* (D'Orbigny)

Tabule 2.

